

Licht- und elektronenmikroskopische
Untersuchungen an der Niere der Goldorfe
(*Leuciscus idus*, L.)

Hans-Ulrich Machner

*Das
München
1966*

Aus dem Institut für Zoologie und Hydrobiologie
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München

Vorstände: Prof. Dr. M. Ruf und Prof. Dr. Dr. habil. R. Hoffmann
Arbeit angefertigt unter Leitung von Prof. Dr. Dr. habil. R. Hoffmann

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Niere der
Goldorfe (*Leuciscus idus*, L.)*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Hans-Ulrich Machner
aus
München

*Die Untersuchungen wurden mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) gefördert (Ho 645/3-2)

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. H. Zucker

Referent: Prof. Dr. Dr.habil. R. Hoffmann

Korreferent: Prof. Dr. H.-G. Liebich

Tag der Promotion: 28. Februar 1986

Seite

Einleitung

1. Einleitung

2. Hauptteil

3. Schluss

4. Literaturverzeichnis

5. Anhang

6. Bibliographie

7. Zusammenfassung

8. Literaturverzeichnis

9. Zusammenfassung

10. Literaturverzeichnis

11. Zusammenfassung

12. Literaturverzeichnis

13. Zusammenfassung

14. Literaturverzeichnis

15. Zusammenfassung

16. Literaturverzeichnis

17. Zusammenfassung

18. Literaturverzeichnis

19. Zusammenfassung

20. Literaturverzeichnis

21. Zusammenfassung

22. Literaturverzeichnis

23. Zusammenfassung

24. Literaturverzeichnis

25. Zusammenfassung

26. Literaturverzeichnis

27. Zusammenfassung

28. Literaturverzeichnis

29. Zusammenfassung

30. Literaturverzeichnis

Meiner lieben Mutter
in Dankbarkeit
und Rosmarie

Inhalt

I. Einleitung

II. Literaturübersicht

A. Physiologie

1. Aufgabe der Niere	2
2. Exkretionsorgane im Tierreich	2
3. Vergleich der Harnorgane bei Vertebraten	5
4. Nierenfunktion	10
5. Nierenregulation	14
6. Sonderaufgaben	20
7. Enzyme	21

B. Makroskopische Anatomie

1. Topographie	25
2. Entwicklung	26
3. Nierenformen bei Fischen	32

C. Mikroskopische Anatomie

1. Kopfnieren

a) lymphoides Gewebe	35
b) Nebennieren	37
Interrenale Zellen	
Chromaffine Zellen	

2. Rumpfnieren

a) Corp. renis	40
b) Juxtaglomeruläre Zellen	48
c) Tubulusabschnitte	49
d) Sammelrohre	55
e) Harnleiter	57
f) Renalchloride Zellen	61
g) Stanniuskorpuskel	62
h) Hämatopoetisches Gewebe	65

3. Gefäßsystem

a) Arterien	68
b) Venen	69
c) Nierenpfortadersystem	69

III. Eigene Untersuchungen

A. Material und Methodik	72
B. Makroskopische Anatomie	76
C. Mikroskopische Anatomie	82
1. Kopfnieren	
a) Hämatopoetisches Gewebe	
b) Nebennieren	82
2. Rumpfnieren	86
a) Nierenkörperchen	
b) Juxtaglomeruläre Zellen	88
c) Tubulusabschnitte	88
d) Sammelgänge	92
e) Harnleiter	93
f) Zwischenzellen	94
g) Basallabyrinth	94
h) Zilien	95
i) Intertubuläres hämatopoetisches Gewebe	95
j) Stanniuskorpuskel	96
k) Gefäße	99
l) Nachweis der alkalischen Phosphatase	100

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion

1. Endokrine Nierenanteile	
a) Nebennieren	134
b) Stanniuskorpuskel	138
2. Exokrine Nierenanteile	
a) Nierenkörperchen	142
b) Juxtaglomeruläre Zellen	143
c) Tubulusabschnitte	144
d) Basallabyrinth	147
e) Zilien	147
f) Zwischenzellen	148
g) Enzyme	149

V. Zusammenfassung	151
Summary	154
VI. Literaturverzeichnis	174

Verzeichnis der Figuren und Abbildungen

Fig. 1 Ventralansicht der Niere	78
2 Räumliche Darstellung der Niere	79
3 Querschnitte durch Nierenregionen	80
4 Mittlere Rumpfnierenregion	81
5 Nebennierenkompartiment	84
6 Position der Zwischenzellen	94
7 Sektor aus dem Stanniuskorpuskel	97
Abb. 1 Übersicht Kopfniere	102
2 Ultrastruktur Nebennierenzellen (helle Interrenalzelle)...	102
3 Ultrastruktur Nebennierenzellen (chromaffine Zelle).....	102
4 Ultrastruktur Nebennierenzellen (chromaffine Zellen).....	104
5 Ultrastruktur Nebennierenzellen (Interrenalzellen).....	104
6 Juvenile Strukturen	106
7 Ultrastruktur Nierenkörperchen	106
8 Ultrastruktur Glomerulumkapillarwand	108
9 Ultrastruktur Glomerulumkapillarwand	108
10 Übersicht Nierenkörperchen	108
11 Ultrastruktur p. Blatt Bowman'sche Kapsel	108
12 Ultrastruktur juxtaglomeruläre Zelle	110
13 Ultrastruktur Mesangiumzelle	110
14 Juxtaglomeruläre Zellen	112
15 Halsabschnitt Tubulus	112
16 Zilium	112
17 Ultrastruktur Halsabschnitt	114
18 Proximaler Tubulus (Semidünnschnitt)	116
19 Zwischenabschnitt (Semidünnschnitt)	116
20 Distaler Tubulus (Semidünnschnitt)	116

21	Sammelgang Harnleiter (Semidünnschnitt)	116
22	Ultrastruktur Zwischenzelle	118
23	Proximale Tubuluszellen	118
24	Basallabyrinth	120
25	Proximaler Tubulus (Aufsicht)	120
26	Ultrastruktur distale Tubuluszellen	122
27	Ultrastruktur Harnleiterzellen	122
28	Ausschnitt aus einer prox. Tubulusepithelzelle	124
29	Ultrastruktur Basalabschnitt	124
30	Distaler Tubulus Basallabyrinth	124
31	Distaler Tubulus apikaler Zellabschnitt	124
32	Stanniuskorpuskel helle und dunkle Zellen	126
33	Stanniuskorpuskel Kapillare mit angrenzenden Zellen.....	126
34	Stanniuskorpuskel Ultrastruktur gran. helle Zelle.....	128
35	Stanniuskorpuskel Ultrastruktur helle Zelle	128
36	Stanniuskorpuskel Ultrastruktur Sekretgranula.....	130
37	Stanniuskorpuskel Ultrastruktur dunkle Zelle.....	130
38	Stanniuskorpuskel Ultrastruktur du. Zelle m. Granula.....	130
39	Enzymaktivitäten alkalische Phosphatase.....	132
40	Enzymaktivitäten alkalische Phosphatase.....	132

Der Vergrößerungsmaßstab der Abbildungen ist um 30%
zu reduzieren

Einleitung

Das Exkretionssystem tritt in einer Vielzahl von Variationen im Tierreich auf, bevor es sich zu einem kompakten Nierenorgan bei Vertebraten konzentriert. Bei Teleosteen als phylogenetisch relativ niedere Wirbeltiere ist diese Entwicklung noch besonders eindrucksvoll zu verfolgen. Daneben wurde die Nierenregion Ursprung zahlreicher anderer - hämopoetischer und inkretorischer - Organsysteme. In der vorliegenden Arbeit wurde daher die morphologische Struktur der Niere der Goldorfe (*Leuciscus idus*) erarbeitet mit Betonung der exkretorischen und endokrinen Kompartimente. Darüber hinaus soll damit ein Beitrag zur vielfach noch unbekannten "Normalanatomie" dieser Fischart, die nach DIN 32 412 in der Bundesrepublik Deutschland als Testfisch für die Berechnung der Abwasserabgabe vorgeschrieben ist, geliefert werden. Erst mit ihrer Kenntnis lassen sich pathologische Zustände eindeutig ansprechen.

II. LITERATURÜBERSICHT

A. Physiologie

1. Allgemeine Aufgabe der Niere

Alle lebenden Organismen müssen physikalisch und chemisch für ihre Zellen ein relativ konstantes Milieu aufrechterhalten, welches speziell bei Wirbeltieren in engen Grenzen liegt (Romer und Parsons, 1983).

Die Kontrolle über das innere Milieu tierischer Organismen kann einerseits durch mehrfache Filterung der Nahrung und Atmung dem Organismus zugeführter Substanzen über spezifische Resorptionsmechanismen, Permeabilitätsschranken und die Tätigkeit zentraler Stoffwechselorgane erreicht werden. Dennoch genügt dies allein noch nicht den Forderungen der Homöostase (Moser, 1971).

So ist die Niere bei Fischen wenn nicht das einzige, so doch das wichtigste Exkretionsorgan (Harder, 1975) des Körpers für Wasser und gelöste Substanzen, das der Erhaltung und Regulation der normalen Zusammensetzung des Blutserums dient. Sie sorgt mit den Mechanismen der Filtration, Rückresorption und Sekretion für die Aufrechterhaltung des osmotischen Drucks, des Säure-Basengleichgewichtes, der Wasserstoffionenkonzentration und des optimalen Mengenverhältnisses der einzelnen Mineralstoffe zueinander.

Bei Fischen hat die Natur mit den Kiemenepithelien zusätzliche Regulationsmöglichkeiten geschaffen (Vogel und Gärtner, 1976).

2. Exkretionsorgane im Tierreich

Die Vielfalt tierischer Ausscheidungsorgane läßt sich in drei Typen einreihen:

- Pulsierende Vakuolen bei Protozoen, Ziliaten und Schwämmen
- Malphigigefäße bei Insekten
- Ultrafilterorgane als häufigster und vielfältigster Typ finden sich bei so verschiedenen Tierstämmen wie z.B. Mollusken, Anneliden oder Vertebraten.

Ihr Prinzip ist die Bereitung eines Filtrats durch ein Druckgefälle mit anschließender Rückresorption benötigter Stoffe (Moser, 1971).

Das spezialisierte Bauelement ist das Nephridium, wobei sich mehrere Formen unterscheiden lassen: Die Nephridien stellen in der Regel die Verbindung zwischen Coelom und Außenwelt dar. Bei Wirbeltieren, bei denen die Leibeshöhle weitgehend reduziert ist, gehen die Nephridien von einem Sacculus oder der Bowman'schen Kapsel aus, die als Coelomreste anzusehen sind. Bei Tieren ohne Coelomhöhle, wie etwa Plathelminthen, enden die Nephridien blind innerhalb des Mesenchyms oder Parenchym und heißen dann Protonephridien. Von Pro-nephridien spricht man bei primitiven Stufen der Wirbeltierentwicklung, wenn die Kanälchen noch mit einem Wimperntrichter zum Coelom hin offen sind.

Die einfachste Form, die möglicherweise auch den Urtyp aller Nephridien darstellt, ist das Protonephridium, wie es beispielsweise bei Plathelminthen vorkommt.

Es handelt sich um Tubuli, die über einen Exkretionsporus ins Freie münden, wobei eine spezialisierte Terminalzelle (Cyrtocyte) das innere Ende darstellt. Der Flüssigkeitsstrom wird durch eine Wimpernflamme (aus mehreren Zilien bestehend) oder eine einzige Geißel (Solenozyte) von der Terminalzelle in Richtung Exkretionsporus besorgt (Florey, 1970) (siehe Fig. 1).

Die Terminalzellen (Reusengeißelzellen) sorgen durch ihre Struktur für eine Filtrierung von Körperflüssigkeiten und funktionieren durch den Aufbau eines Druckgradienten (Brandenburg, 1975). Die Filterfunk-

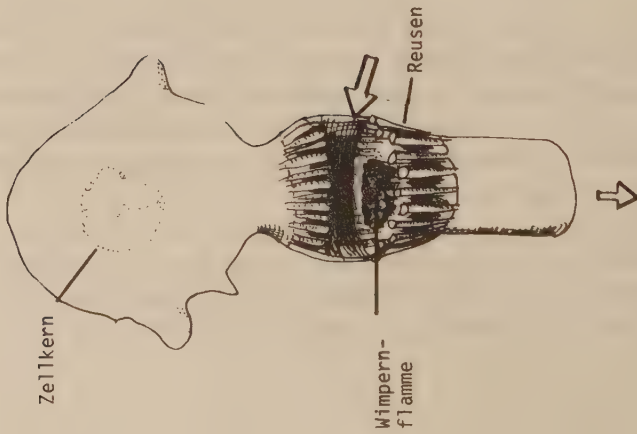


Fig. 1
Halb-schematische Darstellung einer Terminalzelle (angeschnitten) eines Protonephridiums von *Fasciola hepatica*. Die Wimpernflamme sorgt für die Fortbewegung der Flüssigkeit. Pfeile geben die Fließrichtung an (Modifiziert aus Brandenburg, 1975)

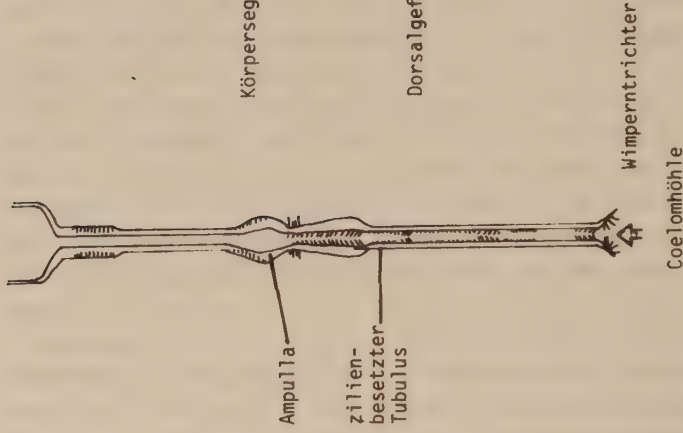


Fig. 2
Schematische Darstellung eines Nephridiums von *Lumbricus terrestris* mit basalen Einfallungen und Zilien (nach Zerbst-Boroffka und Haupt, 1975).

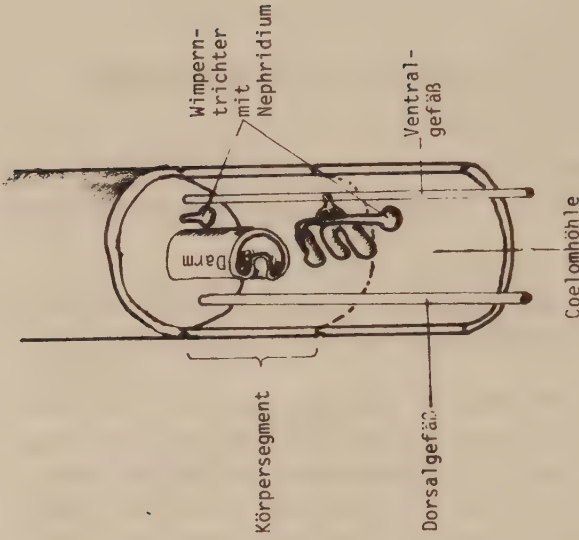


Fig. 3
Schematische Darstellung der räumlichen Lage und segmentalen Anordnung der Nephridien bei *Lumbricus terrestris* (Nach Zerbst-Boroffka und Haupt, 1975).

tion wird durch die "Reusen" und die sie umgebenden Membranen erreicht, der Druckgradient - eigentlich Sogwirkung - durch Schlagen der Wimpernflamme. Die sich an die Terminalzellen anschließenden Tubulusabschnitte haben entweder Microvilli oder unregelmäßige Protrusionen, ein Hinweis auf ihre osmo- und ionenregulatorischen Fähigkeiten. Es gibt auch Hinweise auf Sekretions- und Reabsorptionsmechanismen (Kümmel, 1975).

Nephridien im engeren Sinne beginnen im allgemeinen mit einem Wimperntrichter (Nephrostom), Zerbst-Boroffka und Haupt, 1975). beschreiben sie z.B. beim Regenwurm (*Lumbricus terrestris*) und Blutegel (*Hirudo medicinalis*). Die Feinstruktur des Nephridiumkanals läßt vermuten, daß er mit Transportaktivitäten verbunden ist. Apikale Microvilli finden sich im engen und im mittleren Abschnitt. In der Ampulla und im distalen Teil finden sich Einfaltungen der basalen Zellmembran.

3. Harnorgane der Vertebraten - phylogenetische Aspekte

Paarige Nieren haben sich in variabler Form bei allen Vertebraten entwickelt. Sie bestehen aus einer Zusammenfassung vieler Einzelelemente. Ihre Baueinheit ist das aus Nierenkörperchen (Korpuskulum renis) und Nierentubulus bestehende Nephron.

Die zahlreichen Nierentubuli verbinden sich dann zu einem Sammelssystem, das das in den Nephronen gebildete Filtrat am Hinterende des Körpers an die Oberfläche führt. Romer und Parsons (1983) unterscheiden bei adulten Vertebraten sowohl nach Aufbau als auch nach Leistung drei Hauptnephrontypen:

Typ A

Möglicherweise primitivster Typ mit großem Korpuskulum renis. Vorkommen bei Elasmobranchiern, Knochenfischen des Süßwassers und Amphibien. Große Filtrationsmenge.

Typ B

Korpuskulum renis reduziert oder fehlend. Vorkommen bei marinen Teleosteen und Reptilien. Geringe Filtrationsmenge.

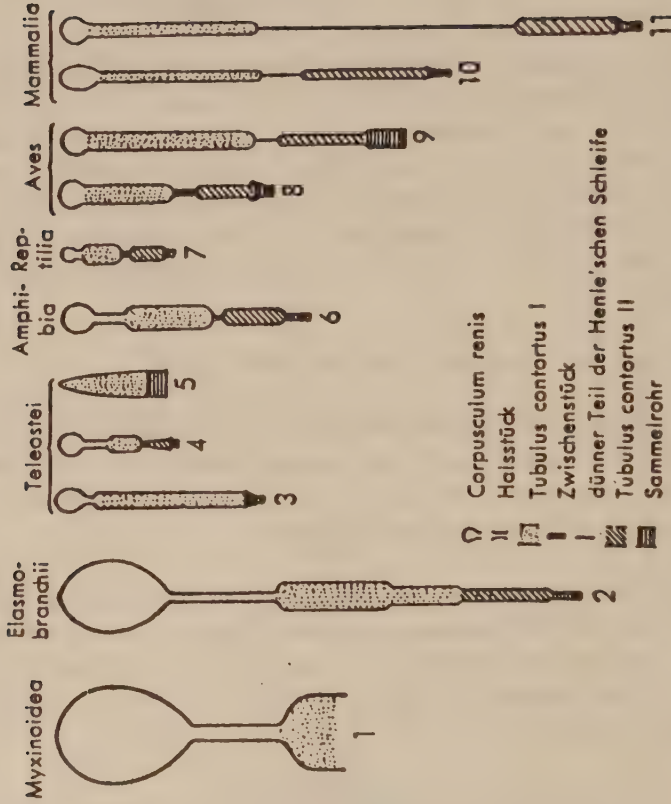


Fig. 4

Schematische Darstellung der Nephrene verschiedener Vertebraten. Alle Gruppen besitzen einen proximalen Tubulus contortus. Bei einigen Fischen und bei allen Landwirbeltieren folgt nach einem Zwischenstück ein distaler Tubulus contortus. Bei den Säugern und teilweise bei Vögeln wird das Zwischenstück zur Henle'schen Schleife.

1. Myxine
 2. Rochen
 3. Seeskorpion
 4. Wels
 5. Froschfisch
 6. Frosch
 7. Schildkröte
 8. u. 9. Huhn
 10. u. 11. Kaninchen
- (aus Romer und Parsons, 1983)

Typ C

Korpuskulum renis groß mit in den Tubulusabschnitt eingefügter Hennlescher Schleife. Vorkommen bei Säugern und Vögeln. Große Filtrationsmenge und hohe Wasserrückresorption.

Bei der Frage, ob der Ursprung der Wirbeltiere im Süß- oder Salzwasser liegt, kann das Studium der Morphologie und Physiologie der Nierenkanälchen zu verschiedenen Schlußfolgerungen führen. Romer und Parsons (1983) sehen die Entwicklung eines großen Glomerulum als primitives Merkmal an, welches sich bei im Süßwasser lebenden Vertebraten entwickelte. Aus osmotischen Gründen (siehe Seite 11) müssen sie große Flüssigkeitsmengen ausscheiden.

Bei marinen Fischen und am Land lebenden Tieren muß das Wasser dem Körper erhalten werden. Dies wird entweder durch Größenreduktion der Nierenkörperchen bis zu deren völligem Verschwinden bei aglomerulären Teleosteen oder durch intensive Rückresorption der filtrierten Flüssigkeit bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien erreicht.

Die meisten Autoren sind jedoch aufgrund fossiler Funde und der Tatsache, daß fast alle niederen Chordaten marin sind der Ansicht, daß die Wirbeltiere in den Ozeanen entstanden sind.

So sehen Hickman und Trump (1969) die Nephronentwicklung aufgrund vergleichender Morphologie und Embryologie folgendermaßen: ausgehend von im Meer lebenden Provertebraten (A und B hypothetisch)

A 1) Die primitivste Nierenform besteht aus Blutgefäß (BG) durch Mesenchymschicht und mesotheliale Begrenzung von der Coelomhöhle (C) getrennt.

A 2) Auf der nächsten Stufe wird die Wirksamkeit der Filtration dadurch verbessert, daß das primitive Glomerulum (PG) einen einfachen Recessus der Coelomhöhle in Nachbarschaft eines Blutgefäßes darstellt.

- A und B hypothetische frühe Provertebraten
- C Myxiniden (*Myxina glutinosa*)
- D Petromyzontia (*Lampetra fluviatilis*)
- E Elasmobranchii (*Squalus suckleyi*)
- F Holostei (*Lepidosteus spatula*)
- G Süßwasserteleost. (*Lepomis macrochirus*)
- H Meeresteleosteer (*Parophrys vetulus*)
- I paukiglomeruläre Meeres-teleost. (*Lophius americanus*)
- J aglomeruläre Meeresteleost. (*Phorichthys notatus*)
- K Amphibien (*Rana esculenta*)
- L Säuger (*Homo sapiens*)

(Nach Hickman und Trump, 1969)

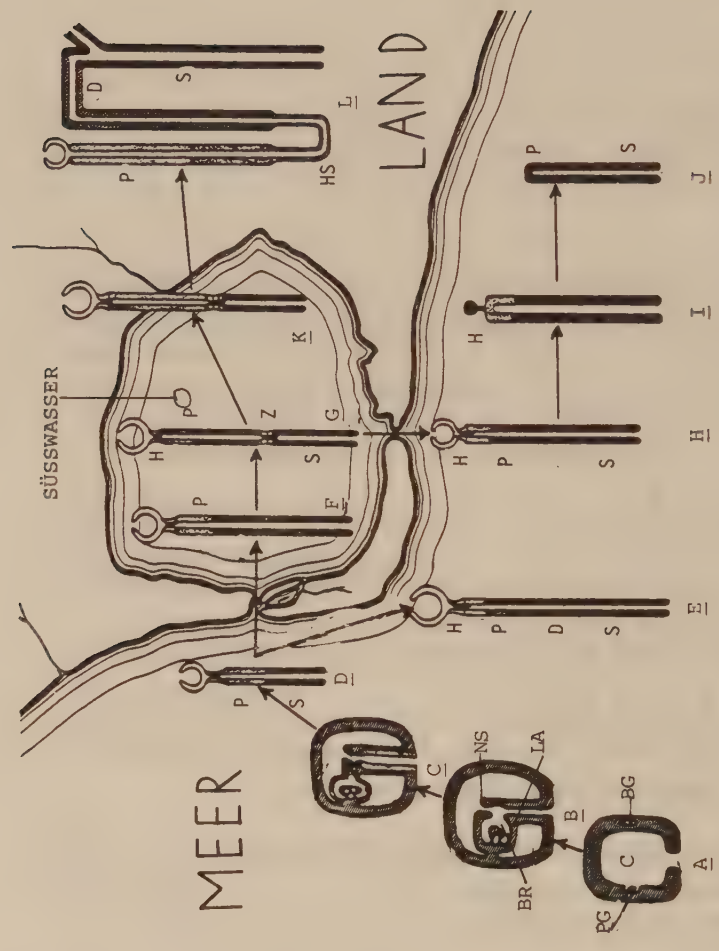


Fig. 5
Schematische Darstellung der evolutionären Entwicklung des Vertebraten-Nephrons.
Erläuterung im Text.

- H = Halsabschnitt
P = Proximaler Tubulus
D = Distaler Tubulus
Z = Zwischenabschnitt
S = Sammelrohr
HS = Henlesche Schleife
- A - D frühe Entwicklung im Meer
D - F Eintritt ins Süßwasser
F - G Evolution im Süßwasser
K - L Evolution der landlebenden Vertebraten (K = Amphibien, L = Säuger)
- G - H Wiedereintritt ins Meer
H - J Spätere Evolution im Meer lebender Teleosteer
D - E Alternativentwicklung, die zu den heutigen Elasmobranchiern führt.

- B) Die nächste Stufe bringt eine teilweise Trennung des Leitungsabschnittes (LA) von der Coelomhöhle beginnend mit einem Nephrostom (NS). Der Bowman'sche Raum (BR) stellt einen Divertikel des Coeloms dar.
- C) Bei dieser Form ist das Nephron von der Coelomhöhle völlig getrennt. Das Glomerulum wird durch ein Kapillarknäuel gebildet, gefolgt von einem zilienbesetzten Halssegment, welches sich in den Urnierengang (homolog dem ersten proximalen Segment höherer Fischarten) fortsetzt. Dieser Nephrontyp findet sich z.B. beim atlantischen Schleimfisch (*Myxine glutinosa*).
- D) Der erste Vertebrattyp, der auch in das Süßwasser eindringt, wird durch das Neunauge (*Lampetra fluviatilis*) vertreten. Hier wird noch ein Sammelrohrabschnitt hinzugefügt, welcher für die Produktion eines salzarmen Urins notwendig zu sein scheint.
- E) Die im Meer lebenden Elasmobranchier haben, was die Komplexität anbelangt, ein den Süßwasserteleosteen vergleichbares Nephron, mit einem zweiteiligen ersten proximalen Segment, zweiten proximalen, distalen Segment und Sammelrohr.
- F) Als einfache nur im Süßwasser lebende Vertreter sind die Holostei anzusehen. Hier wird ein zweites proximales Segment hinzugefügt.
- G) Süßwasserteleostee haben den höchsten Entwicklungsgrad bei Fischen erreicht, indem bei ihnen zusätzlich noch ein Zwischensegment (nicht in allen Fällen nachweisbar) und ein distaler Tubulus vorhanden sind.
- K) Amphibien
- Das Nephron besteht aus Halssegment, proximalem Tubulus kontortus mit Bürstensaum, Zwischensegment, distalem Konvolut und Sammelrohr. Die Feinstruktur des proximalen Konvolutes ist im wesentlichen dem der Säuger gleich.

L) Nephron bei Säugern mit Henlescher Schleife

Säugetiere haben zahlreiche relativ große Glomerula und bilden erhebliche Mengen Primärharn. Bei ihnen ermöglicht die Henlesche Schleife zwischen Tubulus contortus I und II gelegen die Rückgewinnung großer Mengen der im Glomerulum ausgeschiedenen Flüssigkeit (Starck, 1982).

Bei einer Rückkehr von Süßwasserteleosteen ins Meerwasser kommt es zur Rückbildung einzelner Nephronteile:

H) Bei glomerulären Meeresteleosteen gehen Zwischensegment und distaler Tubulus verloren.

I) Weitere Rückbildungen zeigen sich bei paukiglomerulären Arten, wo Halssegment und Glomerula nur schwach entwickelt sind.

J) Bei aglomerulären Teleosteen schließlich besteht das Nephron lediglich noch aus zweitem proximalen Segment und Sammelrohren.

4. Nierenfunktion bei Fischen

Ein wichtiges Problem ist bei wasserlebenden Organismen der Wasser- und Salzaustausch über die Haut, die mindestens teilweise für diese Stoffe durchlässig ist (Buddenbrock, 1956).

Nach Vogel und Gärtner (1976) ist bei allen Fischen das Integument Wasser und Salz undurchlässig. Zumindest gelangt aber Wasser über Kiemen und permeable Oberflächen des Pharynx in die Körperflüssigkeit (Roberts, 1978).

Da das Blut bei Fischen im Vergleich zum umgebenden Medium "Wasser" hyper-, hypo-, oder isoton sein kann, steht die Niere vor unterschiedlichen Problemen bei im Meer bzw. Süßwasser lebenden Fischen (Buddenbrock, 1956).

a) Meerwasserteleosteer haben ein deutlich hypotonisches Blut (Buddenbrock, 1956). Sie sind daher der Gefahr des Wasserverlustes ausgesetzt, da das Meerwasser einen höheren Salzgehalt aufweist als die Körperflüssigkeit. Wasser muß also im Körper zurückbehalten und viele Salze sollen möglichst ausgeschieden werden (Romer und Parsons, 1983). Meeresfische trinken - im Gegensatz zu Süßwasserbewohnern - erhebliche Mengen des sie umgebenden Mediums (Reichenbach-Klinke, 1970). Von den oral über das Wasser aufgenommenen Salzen erreichen weniger als 20% über die Darmmukosa den Blutstrom. Von diesen wird insbesondere Magnesium und Sulfat (Mg^{2+} und SO_4^{2-}) nahezu ausschließlich über die Niere ausgeschieden.

Es scheint, daß die Ausscheidung dieser divalenten Ionen die Hauptaufgabe der Nieren bei Meerwasserteleosteen ist (Hickman und Trump, 1969). Sie werden aktiv in das erste proximale Segment abgegeben.

Die ausgeschiedene Gesamtharnmenge ist nur sehr gering und enthält außerdem Stickstoffendprodukte wie Creatin, Creatinin und Trimethylaminoxid (TMAO), während Ammoniak und Harnstoffe, sowie monovalente Elektrolyte wie Na^+ und Cl^- hauptsächlich über die Kiemen ausgeschieden werden (Hibiya, 1982).

b) Süßwasserteleosteer

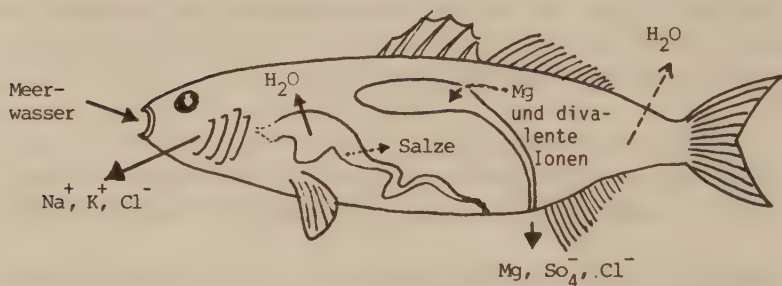
Süßwasserteleosteer stehen, da sie in einem Medium leben, welches eine geringere Ionenkonzentration hat als ihre Körperflüssigkeiten, vor dem Problem osmotisch zu viel Wasser aufzunehmen (Romer und Parsons, 1983).

Da die Blut-Ionen-Zusammensetzung im wesentlichen extrarenal gesteuert wird (besonders in den Kiemen), hat die Niere also in erster Linie die Aufgabe, den passiv aufgenommenen Wasserüberschuß abzuführen (Hickman und Trump, 1969).

Tatsächlich sind die bei Süßwasserteleosteen abgegebenen Harnmengen im Gegensatz zu den marinen Formen beträchtlich und liegen im Ver-

hältnis auch wesentlich höher als die der Säugetiere, trotz deren viel höheren Stoffwechsels (Buddenbrock, 1956). So erzeugen sie täglich ca. 20% ihres Körpergewichtes an Harn, Säugetiere hingegen nur 1,5% (Reichenbach-Klinke, 1970).

a) Salzwasserfisch



b) Süßwasserfisch

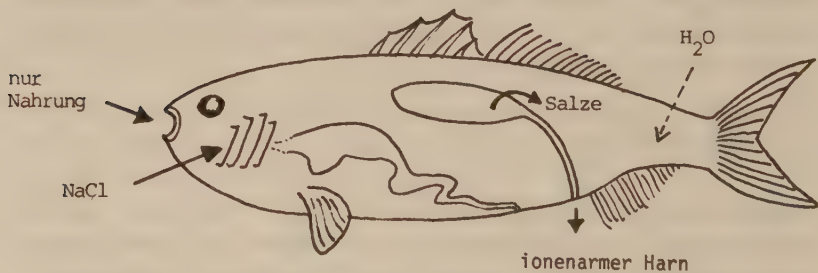


Fig. 6

Schematische Darstellung der Hauptbahnen für Ionen und Wasserbewegungen.

Ausgezogene Pfeile: aktiver Transport

Gestrichelte Pfeile: passiver Transport

(Nach Florey, 1970)

Bei den großen Harnmengen wäre ein Verlust von Ionen (die auch noch über die Kiemenoberfläche passiv diffundieren) unvermeidlich. Jedoch finden sich im Harn nur sehr geringe Mengen Na^+ und Cl^- , die bis zu 99% der im Glomerulum ausgeschiedenen Menge reabsorbiert werden (Roberts, 1978). Außerdem sind die Elektrolytkonzentrationen im Harn allgemein sehr niedrig (Hibiya, 1982). Die Niere muß also die filtrierte Elektrolyte rückresorbieren. So werden besonders monovalente Ionen im Tubulus aktiv wieder aufgenommen, wobei gleichzeitig die Permeabilität für filtrierte Plasmaflüssigkeit gering ist, sodaß nur weniger als 50% des filtrierte Wassers reabsorbiert werden (Hickman und Trump, 1969).

Der Urin der Süßwasserteleostee ist wie der der marinen Formen im allgemeinen sauer. Als Stickstoffendprodukte, die nur zu 2 - 25% über die Niere ausgeschieden werden, erscheinen Creatin, Harnstoff, Ammoniak, Aminosäuren, Harnsäure und Creatinin im Harn.

Meeresteleostee dagegen scheiden bis zu 50% ihres abgegebenen Stickstoffs in Form von Trimethylaminoxid aus (Forster und Goldstein, 1969).

c) Euryhaline-stenohaline Arten

Einige Tierarten können in einem erstaunlich weiten Bereich von Salzkonzentrationen existieren. Solche Lebensbereiche sind in der Natur beispielsweise Flußmündungsgebiete, bei denen sich ganze Sequenzen verschiedener Salzgehalte, vom Süßwasser über Brackwasserstadien bis zum eigentlichen Salzwasser finden. Solche Tierarten werden als euryhalin bezeichnet.

Dieser Begriff schließt anadrome Arten, die aus Regionen mit hohem Salzgehalt (Meer) in solche mit niedrigem Salzgehalt (Süßwasser) wandern, als auch katadrome Arten, die aus dem Süßwasser ins Meer ziehen, mit ein. Zu diesen beiden Kategorien gehören fast ausschließlich Fische wie zum Beispiel wandernde Arten der Aale und Lachse.

Stenohaline Arten sind solche, die nur innerhalb enger Konzentrationsgrenzen lebensfähig sind, weil sie keine osmoregulatorischen Mechanismen haben (Florey, 1970). Die meisten der nördlichen euryhalinen Spezies gehören zu den Clupeiformen, wovon die meisten anadrom sind. Offenbar hat also die Niere mariner Fische größere Anpassungsfähigkeiten als die der Süßwasserformen.

Die Filtrationsraten sind im Süßwasser erheblich größer als im Salzwasser (Hickman und Trump, 1969). Im Meerwasser hingegen zeigt sich eine reduzierte glomeruläre Filtrationsrate (GFR), verminderter Harnfluß, erhöhte Sekretion divalenter Ionen bei einer reduzierten Anzahl filtrierender und mit zeitweilig in der Filtration aussetzender Glomerula (Henderson, Brown et al., 78) Schmidt, Nielsen et al (1975) finden für den Amerikanischen Aal (*Anguilla rostrata*) die gleichen GFR-Werte im Salz- und Süßwasser bei ebenfalls erhöhtem Urinfluß im Süßwasser.

Längerer Aufenthalt in dem einen oder anderen Medium kann auch zu morphologischen Veränderungen der Nierenkörperchen führen. Zum Beispiel hatten Exemplare von Buckellachs (*Oncorhynchus gorboscha*) im Süßwasser eine größere Anzahl an Nierenkörperchen als die in Salzwasser gehaltenen (Ford, 1958). Bonga (1973) stellt beim Dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) unter Salzwasserbedingungen ausgeprägtere Mesangiumzellen fest.

Der Plasmasalzgehalt und die Osmolalität sind im allgemeinen beim Aufenthalt in Salzwasser um 10 - 20% höher als in Süßwasser (Johnson, D., 1973).

5. Regulation der Nierentätigkeit

Auf die Nierentätigkeit wirken verschiedene Faktoren ein. Hierzu zählen innere Einflüsse wie z.B. Hormone und Nerven, oder äußere wie z.B. Wassertemperatur.

a) Hormonale Einflüsse

Zu den in der Niere selbst gebildeten Hormonen zählen folgende:

1) Nebennierenhormone

Aldosteron verringert die Na - (durch verstärkte Rückresorption) und fördert die K -Ausscheidung (Karlson, 1977).

Bei Aalen (Anguillidae) verringert es die Serumkonzentration von K (Chan et al, 1967). Ob es bei Teleosteen von der Nebenniere gebildet wird, ist noch strittig (Hibiya, 1982).

Cortisol ist das wichtigste Corticoid bei Teleosteen (Hibiya, 1982) und spielt eine entscheidende Rolle beim Wasser- und Salzhaushalt. Es wirkt über eine längere Zeit durch Aktivierung der Ionenpumpe und durch Vergrößerung der Membranpermeabilität für Ionen und Wasser, besonders durch Aktivierung der Na -Pumpe und Na -K-ATP-ase (Hirano und Mayer-Gostan, 1978).

Bei euryhalinen Spezies ist beim Eintritt in Salzwasser unter anderem eine erhöhte adrenocorticale Aktivität festzustellen, wobei eine verringerte GFR, verminderter Harnfluß, erhöhte tubuläre Sekretion divalenter Ionen festzustellen ist (Henderson, Brown et al, 1978).

Adrenalin (in der amerikanischen Literatur als Epinephrin bezeichnet) ist blutdruckwirksam. Es steigert zum Beispiel den Blutfluß durch die Kiemen (Conte, 1969) und erhöht den Blutglukosespiegel durch Abbau der im Muskel gelagerten Glykogenreserve (Hochachka, 1969).

2) Stanniuskorpuskel

Diese in das Nierengewebe eingebetteten Körperchen finden sich nur bei Knochenfischen (Krishnamurty und Bern, 1969).

Pang et al (1974) stellen eine Erniedrigung des Blut-Calciumspiegels nach Injektionen von Stanniuskorpuskelhomogenaten beim Zahnkarpfen (*Fundulus heteroclitus*) fest und schlugen die Bezeichnung Hypocalcin für diese Substanz vor. Hypercalcämie nach Stanniektomie wurde beim Aal (*Anguillidae*) und Goldfisch (*Carassius auratus*), und auch bei *Sicyases sanguineus*, festgestellt (Galli-Gallardo et al, 1977).

Außerdem soll der Stanniuskorpuskel eine blutdruckwirksame renin-ähnliche Substanz produzieren, da Stanniektomie ein Absinken des Blutdrucks zur Folge hatte und Korpuskelextrakte den Blutdruck bei Ratten (*Ratus ratus*) und Aalen (*Anguilliformes*) erhöhte (Jones et al, 1969).

Daß der Stanniuskorpuskel als "extrarenale" Bildungsstätte von Renin anzusehen sei, wiesen Sokabe et al (1970) nach. Takemoto et al (1983) kommen nach Inkubation von Gewebskulturen der Niere und des Stanniuskorpuskel vom Ketalachs (*Oncorhynchus keta*) mit homologem Plasma zu dem Ergebnis, daß die vom Stannius gebildeten Angiotensine nicht organspezifisch sind (da sie sowohl von der Niere als auch vom Stannius gebildet werden). Angiotensin I könnte jedoch die hauptsächlichste Form sein, die durch die Niere und den Stanniuskorpuskel aus dem Plasma gebildet wird.

3) Juxtaglomeruläre Zellen

Ein weiteres endokrines System der Niere sind die juxtaglomerulären Zellen, die bei Säugern vor allem an den afferenten Arteriolen, bei niederen Wirbeltieren, so auch bei Fischen, an verschiedenen Stellen praeglomerulärer Arterien vorkommen (Welsch, Storch, 1973).

Für Säugetiere scheint die Funktion weitgehend geklärt. Bei Verminderung des zirkulierenden Blutvolumens und damit auch vermindelter Nierendurchblutung wird die Sekretion von Renin (einer Protease) aus den epitheloiden Zellen angeregt, außerdem können Änderungen in der Na-Konzentration in der distalen Tubulusflüssigkeit und Sym-

pathikusreize das gleiche bewirken. Renin spaltet dann im Blut aus Angiotensinogen Angiotensin I ab, das durch ein weiteres proteolytisches Enzym (converting enzyme) in Angiotensin II übergeführt wird (Forth und Henschler, 1977).

Angiotensin II ist ein Oktapeptid mit starker vasokonstriktorischer Wirkung und damit blutdrucksteigernd. Außerdem wird die Aldosteronproduktion angeregt (Karlson, 1977).

Nishimura & Ogawa (1978) bezweifeln jedoch, daß sich die Ergebnisse auch auf Fische in jedem Fall übertragen lassen. Nach den Untersuchungen von Reich (1967) finden sich bei Teleosteen keine Macula densa und keine räumliche Beziehung zwischen distalem Harnkanälchen und Gefäßpol des zugehörigen Nierenkörperchens. Dies spricht wenigstens bei den untersuchten Knochenfischen gegen eine Beeinflussung der glomerulären Filtration in Abhängigkeit von der osmotischen Beschaffenheit des distalen Harnkanälcheninhalts.

Nach Untersuchungen von Brown et al (1980) bei der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) spielt das Renin-Angiotensinsystem aber eine Schlüsselrolle bei der Regulation der Nierenfunktion bei euryhalinen Teleosteen. Es ergaben sich nach Infusionen mit Angiotensin II (Hypertensin, Ciba) reduzierte glomeruläre Filtrationsraten und verminderter Urinfluß. Eine Dosis, die den Urinfluß um 50% reduzierte, hatte keinen Einfluß auf die SNGFR (single nephron glomerular filtration rates) bei in Süßwasser gehaltenen Tieren. Bei Salzwasserfischen reduzierten sie jedoch die SNGFR um 70%. Daraus ergibt sich die Bedeutung des RAS-Systems für die Steuerung des glomerulären Blutflusses, sowie für die intrarenale Blutverteilung.

Zu den nicht in der Niere selbst oder deren Anhangsorganen gebildeten Hormonen mit Funktion auf die Niere zählen:

4) Hypophysenhormone:

Das im Hypophysenvorderlappen gebildete Prolactin ist eines der vielseitigsten Hormone bei Vertebraten. Es wirkt dabei meistens im Zu-

sammenspiel mit anderen Hormonen. Bei vielen Ionentransportprozessen agiert es wechselseitig mit Cortisol. Seine Wirkung beruht auf einer Herabsetzung der Permeabilität für Ionen und Wasser (Hirano, Mayer-Gostan, 1978).

Die Nierenwirkung beruht auf einer vergrößerten GFR, reduzierter Wasserresorption und verminderter Efflux von Salzen (Johnson, 1973).

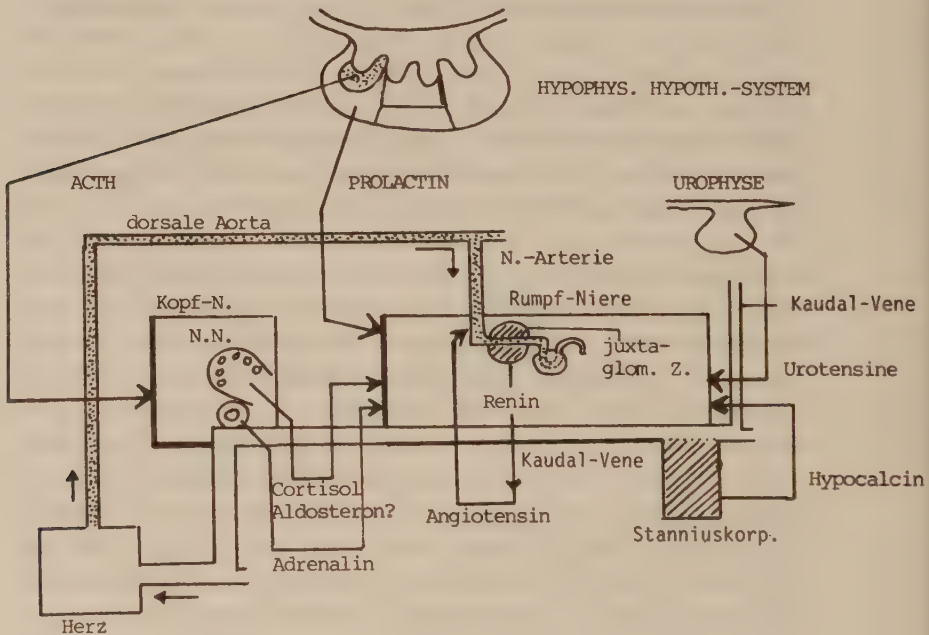


Fig. 7

Schematische Darstellung der wichtigsten endokrinen Einflüsse auf die Niere (Modifiziert nach Johnson, 1973 und Hirano und Mayer-Gostan, 1978).

Das ebenfalls in der Adrenohypophyse gebildete ACTH (Adrenocorticotropes Hormon) ist ein Peptidhormon und wirkt auf die Nebenniere im Sinne einer Steigerung vor allem der Glucocorticoidproduktion (Karlson, 1977). Auch bei Fischen ist das Vorhandensein von ACTH in der Adrenohypophyse belegt. Adrenocorticale Gewebe reagieren bei Teleosteen sowohl auf ACTH von Fischen als auch auf das von Säugern. Die Injektion von ACTH bewirkt eine Hypertrophie adrenocortikaler Zellen mit deutlicher Vergrößerung des Kern- und Zelldurchmessers (Jones et al, 1969).

Bei Versuchen von Müller (1974) mit Rotaugen (*Leuciscus rutilus*) zeigte sich, daß bei intakten Fischen nach ACTH oder Cortisolinjektionen (Säuger-ACTH Acetropan, Hoechst, Cortisol Hemisuccinat) eine Erhöhung der Blutglukose, aber keine Veränderung bei Muskel- und Leberglykogen festzustellen war. In manchen Monaten verringerten diese Hormone Osmolalität und Natriumgehalt. ACTH und Cortisolinjektionen erhöhten bei hypophysektomierten Tieren die Blutglukose. Auch die Osmolalität und der Natriumgehalt nahmen zu.

5) Die Urophyse, oder kaudales neurosekretorisches System wird durch Äste der Nierenpfortader drainiert, somit kann auch die Niere ein wichtiges Zielorgan sein (Bern, 1969). Urophysenextrakte vermindern die GFR ebenso wie den Urinfluß (Rankin et al, 1972). Chan (1975) beobachtete beim Süßwasseraal (*Anguillidae*) nach Behandlung mit Urotensin eine Vergrößerung der Mg- und Ca-Ausscheidung.

b) Andere Einflüsse auf die Nierentätigkeit

1) Versorgung mit Nerven

Sharma et al (1982) berichten über das Vorhandensein von Nervengeflechten in der Rumpfniere vom wandernden Wels (*Clarias betrachus*). Sie fanden markhaltige Nervenfasern an den Eintrittsstellen der Blutgefäße, an den Seitenlappen des Mesonephros, in Rumpf- und Kopfniere.

Zahlreiche Nerven dringen in die Rumpfniere ein und verzweigen sich zu Nervenplexus. Die Nervenfasern verlaufen im allgemeinen entlang der Blutgefäße aber umgeben ebenso die Bowman'schen Kapseln. Vereinzelt wurden Ganglienzellen von runder Gestalt gefunden, die sich stärker anfärbten.

Die Blutgefäße (Arterien und Venen) sind durch nicht myelinhaltige Nervenfasern innerviert. Die Nervenfasern haben ebenso enge Verbindung zu den Tubuli.

Die Autoren schließen daraus auf einen Einfluß der Nerven auf die Kontrolle des renalen Blutflusses.

2) Temperaturwirkung

Mackay und Beatty (1967) untersuchten die Auswirkung unterschiedlicher Wassertemperaturen auf die Nierenfunktion von *Catostomus commersonii*. Dabei ergab sich, daß bei steigender Wassertemperatur die Urinmenge zunahm. Die tubuläre Wasserresorption und die Glukosereabsorption wurden nicht deutlich beeinflusst.

Die Erhöhung der Urinproduktion lässt sich dadurch erklären, daß eine erhöhte Umgebungstemperatur die Atmungsrate des Fisches erhöht, wodurch der Blutfluß über die Kiemen zunimmt und die Flüssigkeitsmenge, die in das Blut aufgenommen wird, damit ebenfalls ansteigt.

6. Sonderaufgaben der Niere

Bei Stichlingen (Gasterosteidae) stellen die männlichen Tiere, die die Nester bauen, die Niere in den Dienst der Brutpflege (Harder, 1964). Pflanzenteile werden mit einem in ihr gebildeten Sekret verklebt, Niere und Harnblase schwellen in dieser Zeit stark an und zwei verschiedene Epithelzellen bilden je ein Sekret: die Zellen des zweiten proximalen Tubulus sezernieren ein granuliertes, die Zellen der ableitenden Harnwege ein hyalines Sekret (Hackert-Korde, 1975).

7. Enzymaktivitäten der Niere

Viele der zellulären Mechanismen, die für die physiologischen Prozesse der tubulären Rückresorption und Sekretion verantwortlich sind, werden von Enzymen katalysiert. Für ein Verstehen der Nierenfunktion und der Harnbildung ist daher die quantitative Verteilung der Enzyme in den einzelnen anatomischen und funktionellen Nephronabschnitten von Bedeutung (Netter, 1976).

Die Vertebratenniere wurde vielfach histochemisch untersucht, wobei bis zu 56 Enzyme nachgewiesen wurden, deren Funktionen jedoch überwiegend unbekannt sind (Longley, 1969). Über Fische liegen nur wenige Untersuchungen vor. Sastry (1975) wies saure und alkalische Phosphatase in den Nieren dreier Süßwasserfische nach (*Cirrhinus reba*, *Ompak bimaculatus*, *Labeo gonius*). Alkalische und saure Phosphatase fanden sich im proximalen Tubulus, wobei die alkalische stärker als die saure reagierten. Glomerulum, distaler Tubulus, Sammelrohre und interstitielles Gewebe erwiesen sich als phosphatasenegativ. Sastry vermutet, daß die saure Phosphatase mit der intrazellulären Digestion von Makromolekülen, die alkalische mit der Reabsorption von Glukose in Verbindung steht.

Hentschel und Meyer (1980) bestätigen nach Untersuchungen am Giebel (*Carassius auratus gibelio*) die alkalische Phosphatase als "Leit-enzym" für den Bürstensaum im proximalen Tubulus.

Endo und Kimura (1982) untersuchten zahlreiche Enzyme beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) und Goldfisch (*Carassius auratus*). Es fanden sich hohe Konzentrationen an Na-K-APTase in den Nephronabschnitten mit dem größten Lumendurchmesser: im distalen Tubulus und in den Sammelrohren. Da in diesen Abschnitten der Urinfluß langsamer vor sich geht, erhöht sich die Effektivität des aktiven Transportes von Na^+ aus dem Tubuluslumen. Die größte Aktivität aerober Enzyme (Malat, Isocitrat und NADH dehydrogenasen) konzentrierte sich auf distale Tubuli und Sammelrohre, während glykolytische Enzyme (Hexokinase

und Aldolase) vorwiegend im Halssegment, proximalen Tubulus und Zwischensegment zu finden sind, diese Nephronabschnitte also im wesentlichen anaerob arbeiten.

Auch Hentschel und Meyer (1980) finden beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) die für den aktiven Ionentransport wichtige Na-K-ATPase auf distale Tubuli sowie Sammelrohr und Harnleitersystem konzentriert.

Die hohe Konzentration von β -Hydroxybutyrat-dehydrogenase im distalen Tubulus und Sammelrohren weist darauf hin, daß nur diese Abschnitte Fettsäuren und Ketone nutzen können als Hauptenergiequelle für den Citratcyklus und die oxydative Phosphorylierung. Die so erzeugte Energie könnte hauptsächlich für den aktiven Na-Transport genutzt werden.

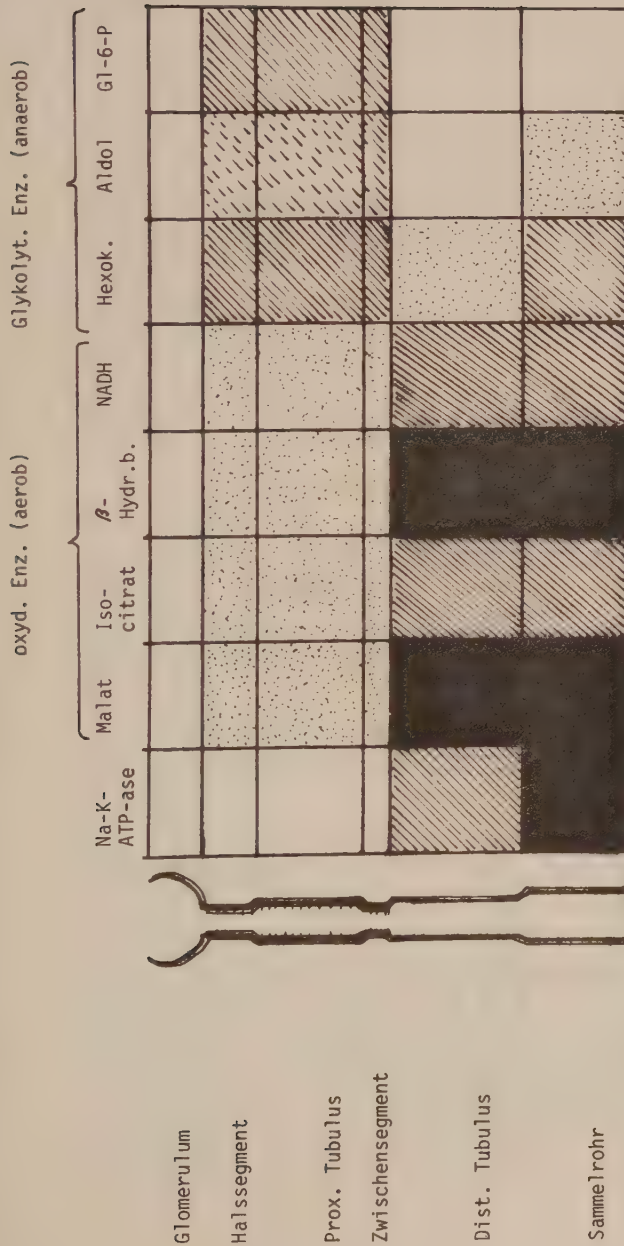
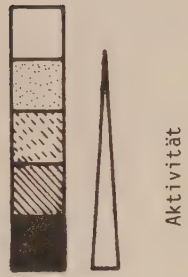


Fig. 8
Graphische Darstellung der Enzymaktivitäten im Nephron von *Cyprinus carpio* und *Carassius auratus*:
Na-K-ATPase
Malat-dehydrogenase
Isocitrat-dehydrogenase
-hydroxybutyrat-dehydrogenase
NADH
Hexokinase
Aldolase
Glukose-6-Phosphatase
(Nach Untersuchungen von Endo und Kimura, 1982)



B. Makroskopische Anatomie

1. Topographie (Lage)

Die Niere liegt als paariges Organ bei allen Vertebraten retroperitoneal am dorsalen Rand der Leibeshöhle (Harder, 1975). Nach Reichle (1959) kann sie in ihrer äußeren Gestalt unter Beibehaltung typischer Grundzüge individuelle Unterschiede aufweisen, die durch Wechselbeziehungen zu anderen Leibeshöhlenorganen oder auch durch jahreszeitliche (Reifung der Geschlechtsorgane) oder altersmäßige Veränderungen bedingt sind.

Bei einigen Fischen lassen sich eine Kopfniere - als rostralster Abschnitt - von einer Rumpfniere unterscheiden.

Lage der Kopfniere: Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) schieben sich die zwei Zipfel der Kopfniere nach kranial bis zur Höhe des zweiten Halswirbels vor. Lateral grenzt sie an die gewölbte Rückenmuskulatur. Die mediale Begrenzung bildet im dorsalen Bereich die Schlundmuskulatur. Die Hauptmasse konzentriert sich auf den Raum um den Ductus cuvieri und die Endabschnitte der vorderen und hinteren Kardinalvene. Von dort aus schieben sich die beiden ventralen Kopfnierenhälften bis zur Höhe der Herzkammer vor und berühren im ventralen Teil der vorderen Leibeshöhle die Schwimmblasenwand, Leber und ventrale Bauchmuskulatur.

Lage der Rumpfniere:

Die Verbindung zwischen Kopf- und Rumpfniere bildet ein schmaler unpaarer Gewebstreifen um die Aorta descendens, der von den Hämalbögen der Halswirbel umschlossen wird. Der kraniale Teil ist nach Massenanteilen im Verhältnis zu den übrigen Abschnitten fast immer am schwächsten ausgebildet und besteht aus zwei flachen Streifen. Das Nierengewebe umschließt die beiden hinteren Kardinalvenen und teilweise auch die von ihnen aufgenommenen kleineren Gefäße aus der Bauchwand.

Der mittlere Abschnitt bildet die Hauptmasse der Niere. Zu beiden Seiten der Schwimmblasen liegen die dreiecksförmigen kranialen und kaudalen Begrenzungsflächen den Wölbungen der vorderen bzw. hinteren Schwimmblasenkammern auf. Die Begrenzung gegen die Leber an der Ventralseite ist dreiecksförmig und konvex ausgewölbt.

Der kaudale Abschnitt ist deutlich gegen den mittleren abgesetzt. Er besteht aus einem unpaaren Streifen, der über der hinteren Schwimmblase hinzieht und spitz gegen die Harnblase zu endigt. In die Ventralfläche ist die Kaudalvene eingebettet. An den Lateralflächen liegen meist gut sichtbar die Harnleiter, die sich kurz vor der Mündung in die Harnblase an der Ventralseite vereinigen (Reichle, 1959).

2. Entwicklung (Ontogenese)

Entwicklung zur Vorniere: Im Mesoderm an jeder Rumpfseite liegt zwischen Stamplatte (Somiten) und Seitenplatte ein Band nierenbildenden Gewebes, das häufig eine segmentale Gliederung in einer Reihe kleiner Nephrotome zeigt. Wahrscheinlich ging bei den altertümlichen Vertebraten aus jedem Nephrotom ein einziger Tubulus hervor. Die Differenzierung der Nephrotome schreitet (wie bei den Somiten) von kranial nach kaudal fort (Romer und Parsons, 1983).

Als erstes (funktionierendes) Exkretionsorgan der Vertebraten erscheint nun die Vorniere (Pronephros). Bei der Mehrheit der Vertebraten ist sie beim erwachsenen Individuum entweder rudimentär vorhanden oder vollständig fehlend, bleibt aber bei den niedersten Wirbeltieren, den Neunaugen (Petromyzontidae) als Dauerniere erhalten (Netter, 1976). Sie besteht aus einer Reihe hintereinander liegender Nierenkanälchen oder Segmentalorganen, die als kleine Schläuche in den Vornierengang münden. Beim Neunauge erscheinen vier Paar Vornierenkanälchen und öffnen sich in das Coelom und die Kloake, wobei die Öffnung in das Coelom (Nephrostom) von Ziliarepithel umgeben ist (Netter, 1976).

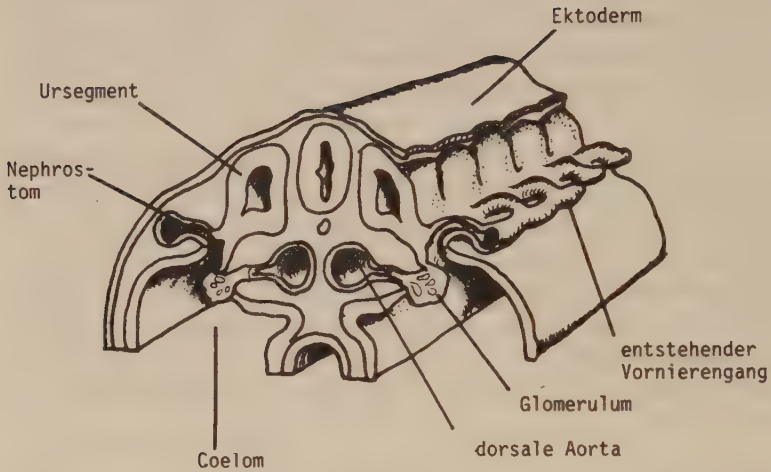
Entwicklung zur Urniere: Beim Stör (Acipenser) als Vertreter der Chondrostei erscheint die Vorniere auf Höhe des dritten bis elften Somiten, wobei die ersten und letzten Tubuli gänzlich rückgebildet werden und der funktionierende Pronephros sich nur auf fünf Segmente beschränkt. Nach etwa 20 Tagen bildet sich der Pronephros zurück und die Urniere (Mesonephros) entsteht (Grassé, 1958). Diese ist - kaudal der Vorniere gelegen - bei höheren Fischen und Amphibien das endgültige Ausscheidungsorgan (Netter, 1976). Die Tubuli des Mesonephros erscheinen ab dem zwölften Somiten (Grassé, 1958).

Bei den Amnioten bildet sich auch die Urniere zurück und ihre Stelle nimmt die Nachniere ein (Metanephros), die funktionierende Niere des älteren Embryos, des juvenilen und des adulten Säugers. Sie entsteht aus dem kaudalen Abschnitt des nephrogenen Gewebes (Romer und Parsons, 1983).

Holonephros: Die Harnorgane der ankestralen Wirbeltiere wurden segmental angeordnet und bilden ein langgestrecktes Gebilde unter der Wirbelsäule. In vollständiger Ausbildung hat es sich bei keinem rezenten Wirbeltier erhalten. Nur die Myxinoidea kommen diesem Typ noch sehr nahe (Starck, 1982).

Pronephros: Bei Knorpelfischen (Chondrichthyes) und Amnioten ist der Pronephros ein sehr kurzlebiges Gebilde. Anders bei den anderen Fischen und Amphibien (dotterarme Eier), bei denen der Embryo zu einer nahrungssuchenden Larve wird. Hier persistiert der Pronephros, um Ausscheidungsprozesse durchzuführen. Die Tubuli beginnen mit einem Flimmertrichter am Coelom. Sie leiten das Filtrat von einem einzigen großen Glomerulum ab, der sich in einem von der übrigen Leibeshöhle oft vollständig abgegliederten Teil des Coeloms (äußere Pronephroskammer) vorstülpt. Reichle (1959) findet bei Jungfischen vom Karpfen (*Cyprinus carpio*) in der Größenklasse von 12 - 15 mm (2 - 5 Tage nach dem Schlüpfen) einen ausgebildeten Pronephros. In der Höhe des ersten Halswirbels zweigt von der Aorta direkt die Vornierenarterie ab und mündet in die zwei beiderseits der Medianlinie liegenden Glomerula, die etwas größer als die Malphigischen Körperchen sind.

A. VORNIERE



B. URNIERE

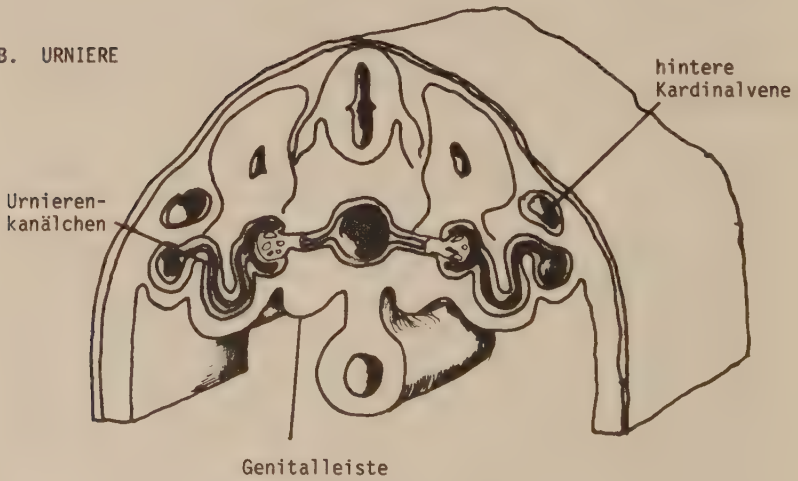
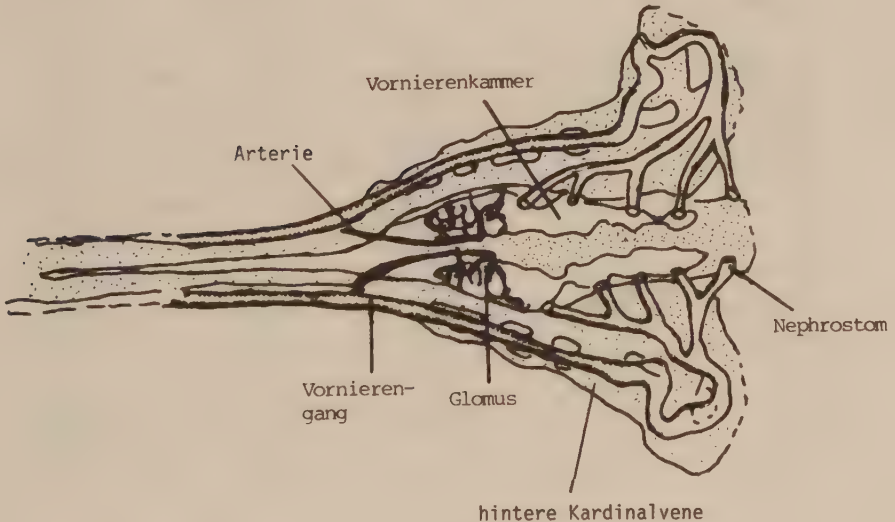


Fig. 10 A/B
Vor- und Urniere beim menschlichen Embryo
(Gezeichnet nach Netter, 1976)

Die beiderseits an die Glomerula anschließenden Vornierenkanälchen lassen drei Abschnitte erkennen: Einen Halsabschnitt, ein weitlumiges Mittelstück und einen Übergangsabschnitt. Der Übergangsabschnitt mündet weit dorsal in den primären Harnleiter. Die Kanälchen sind in 4 - 5 Schlingen gewunden. Bei Tieren von 20 - 30 mm ist der Pro-nephros bereits funktionslos geworden. Glomerula und Vornierenkammer sind zwar noch histologisch erkennbar, aber die Verbindung zum Harn und Blutgefäßsystem ist bereits aufgehoben (Reichle, 1959).



Bei Acipenser erstreckt sich die funktionierende Vorniere über fünf Segmente. Die fünf Vornierenkanälchen (auf jeder Seite) gehen von der paarigen Vornierenkammer aus, in die je ein arteriell versorgter Glomus filtrierte und münden dann in den paarigen Vornierengang.

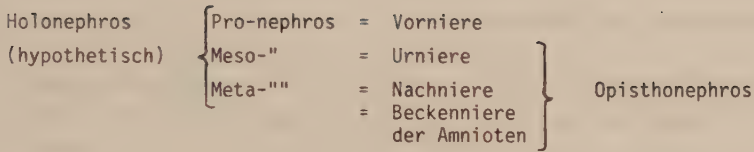
Fig. 11.

Vorniere bei Acipenser,
[Nach Grassé, 1958]

Teile des Vornierenglomus und der Vornierenkanälchen lassen sich manchmal auch noch bei erwachsenen Fischen histologisch nachweisen (Rauther, 1954).

Die larvale Kopfniere ist bei adulten Amphibien und bei den meisten Fischen als funktionstüchtiges Organ verschwunden und durch eine Anhäufung lymphatischen Gewebes ersetzt. Sie persistiert jedoch während des ganzen Lebens bei den Schleimfischen (Blenniidae) (Romer und Parsons). Unter den Teleosteen ist sie bei den Gobiosocidae (Gobius, Cottus, Blennius, Atherina) ebenfalls als funktionierendes Organ mit äußerem Glomus und Nephrostom zeitlebens funktionstüchtig (Starck, 1982).

Die eigentliche funktionstüchtige Niere bei adulten niederen Vertebraten ist aber der Opisthonephros. Der persistierende Pronephros ist von dem folgenden Nierenabschnitt (= Opisthonephros) deutlich sichtbar abgetrennt. Bei den Knochenfischen erfolgt die Ableitung der Tubuli noch unmittelbar über den ursprünglichen Ausführungsgang, den primären Harnleiter, die Niere ist im allgemeinen lang und schlank. Bei den anderen Anamniern dehnt sich der kaudale Abschnitt stark aus, eine Andeutung der Verhältnisse bei den Amnioten (Romer und Parsons, 1983).



(Nach Harder, 1975)

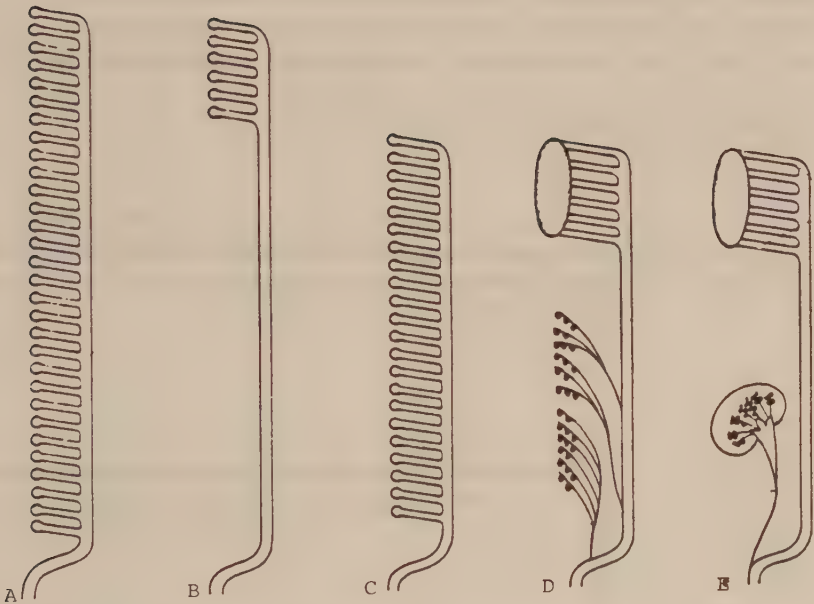


Fig. 12
Schema der Nierentypen bei Vertebraten

- A Holonephros (theoretisch)
- B Pronephros
- C primitiver Opisthonephros (Teleosteer)
- D Mesonephros - Opisthonephros Übergang (einige Amphibia)
- sekundäre Ureteren
- E Metanephros (Amnioten)

(Nach Starck, 1982)

3. Nierenformen bei Fischen

Unter den Teleosteen finden sich die verschiedenartigsten Nierenformen, verbunden mit den unterschiedlichsten Nephronstrukturen. Dabei ist für die Ausbildung der Niere nach Audigé (1910) die Wechselbeziehung zwischen Verteilung der Nierenkörperchen und der Blutversorgung entscheidend. Grassé (1954) unterscheidet einmal mononephronische Nieren, wie sie hauptsächlich bei den Larvenstadien zu finden sind und polynephronische, die die Niere der adulten Fische darstellen. Die sehr große Formenvielfalt wird auf vier Grundtypen reduziert, die sich in der Ausbildung der drei äußerlich erkennbaren Nierenabschnitte Vorniere, Rumpfniere und Schwanzniere nach ihrer topographischen Lage unterscheiden.

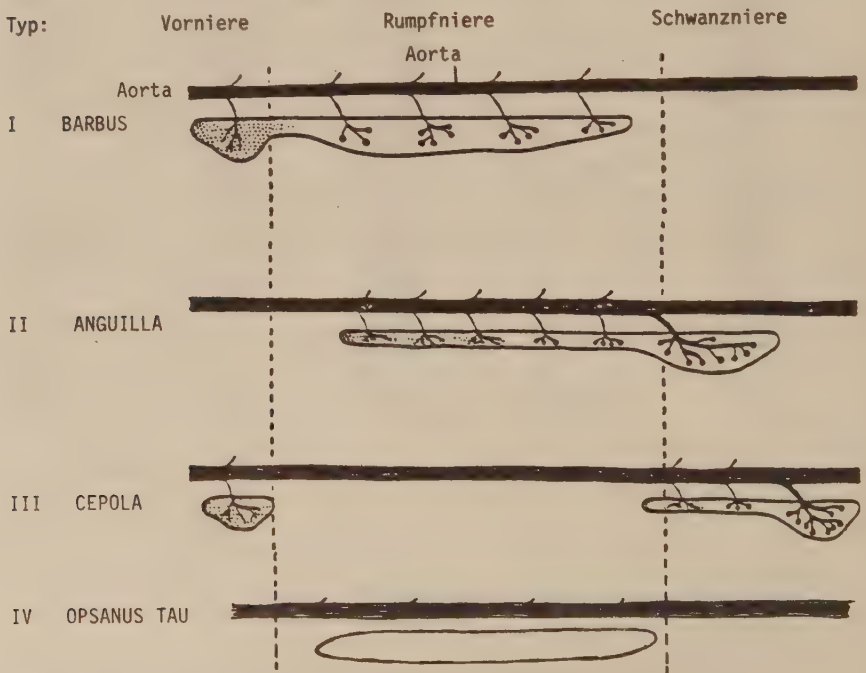


Fig. 13

Halbschematische Darstellung der Nierenformen bei Teleosteen
(Nach Grassé, 1954)

- Typ I Vertreten durch *Barbus fluviatilis*. Eine Schwanzniere ist nicht ausgebildet.
- Typ II Findet sich zum Beispiel bei *Anguilla anguilla*. Hier ist keine Kopfniere mehr ausgebildet.
- Typ III Bei *Cepola rubescens* ist die Kopfniere vollständig getrennt von der hinter der Schwimmblase liegenden hinteren Niere.
- Typ IV findet sich mit mehrfachen morphologischen Varianten bei einer Vielzahl von Teleosteen, z.B. bei *Opsanus tau*, *Lophius piscatorius* und bei den Syngnathidae. Hier ist Nierengewebe nur im Rumpfbereich ausgebildet.

Diese Nieren besitzen keine arterielle Versorgung. Sie erhalten ihr Blut aus der sich aufzweigenden Schwanzvene.

Ogawa (1961) unterscheidet fünf Nierenformen bei den Meeresteleosteen, wobei sich alle Süßwasserteleostee unter die ersten drei Gruppen einreihen lassen:

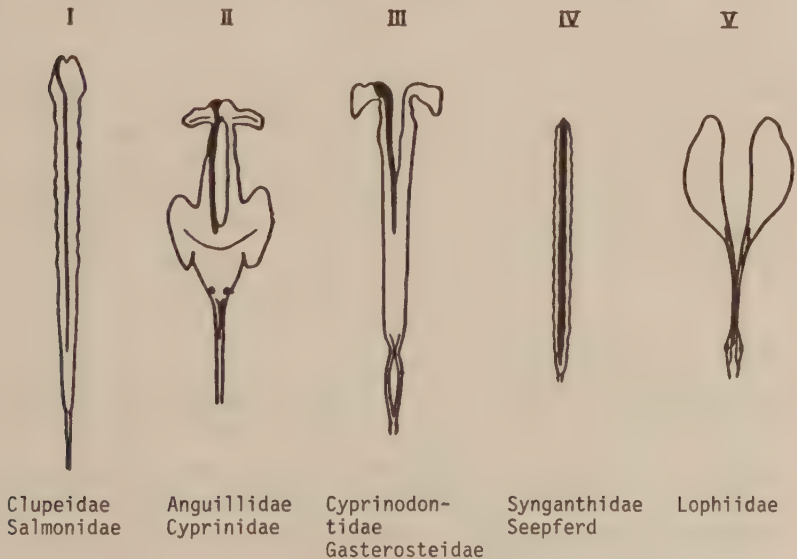


Fig. 14 (Nach Hickman und Trump, 1969)

Bei Typ I sind beide Nierenhälften vollständig verschmolzen. Kopf- und Rumpfnieren sind nicht deutlich unterscheidbar. Bei Typ II ist nur der mittlere und hintere Abschnitt verschmolzen. Kopf- und Rumpfnieren können deutlich unterschieden werden.

Bei Typ III ist nur der hintere Abschnitt vereinigt. Der vordere Abschnitt besteht aus zwei dünnen Schenkeln. Kopf- und Rumpfnieren sind deutlich voneinander abgrenzbar. Er stellt den am häufigsten anzutreffenden Nierentyp bei marinen Teleosteen dar.

Typ IV: Hier sind die beiden Nierenschenkel nur im kaudalsten Abschnitt verschmolzen. Eine Kopfnieren ist nicht zu erkennen.

Typ V: Die beiden Nierenhälften bleiben vollständig voneinander getrennt.

C. Mikroskopische Anatomie

1. Kopfniere

Im allgemeinen besteht die Kopfniere aus lymphoidem, hämatopoetischem, interrenalem und chromaffinem Gewebe (Hickman und Trump, 1969). Hämoblastische Zellen sind eingebettet in ein Stroma retikuloendothelialen Gewebes. Endothelzellen begrenzen zahlreiche Sinusoide, durch die das Blut der Nierenvene zur Filtration verbrauchter und zur Versorgung mit frischen Zellen dringt (Roberts, 1978).

a) Lymphoides Gewebe

Stroh (1960) beschreibt die Kopfniere bei der Forelle (*Salmo trutta*) als im wesentlichen aus lymphoidem Gewebe bestehend, welches von Gruppen polygonaler Zellen, die von Kapillaren umwunden sind, gebildet wird. Feine Bindegewebsfasern durchziehen die gesamte Kopfniere, der Hauptteil des Bindegewebes wird durch Kapillarwände gestellt. Zerstreut finden sich dunkelbraun bis schwarze Pigmentkörper.

Fijan (1961) untersuchte in seiner Arbeit die hämatopoetische Funktion der Niere bei einigen Süßwasserfischen. Dabei fand er in der Kopfniere des Karpfens (*Cyprinus carpio*) Gebiete, in denen Zellen der Lymphozytenreihe die große Mehrheit bildeten. Es fanden sich auch Thrombozyten und ältere Formen anderer Blutreihen. Bei der Bachforelle (*Salmo trutta*) überwogen in der Kopfniere ebenfalls Lymphozyten und Thrombozyten. Ähnliche Befunde ergaben sich für Zander (*Lucioperca lucioperca*) und Hecht (*Esox lucius*).

Einen Nachweis antikörperbildender Zellen führten Smith, Potter und Merchant (1967) durch Anwendung einer "hemolytic plaque"-Technik beim Sonnenbarsch (*Lepomis macrochirus*). Dabei fanden sich in der Milz, besonders jedoch in der Kopfniere eine große Zahl von Zellen, die hämolysierende Antikörper bilden können. Histologisch beschreiben sie die Kopfniere als aus großen, endothelbegrenzten Sinusoiden bestehend, von denen einige mit Erythrozyten gefüllt sind. Das lymphoretikuläre Gewebe ist meist strangartig in Richtung eines zentral gelegenen Gefäßkanals ausgerichtet.

Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der Vorniere des Karpfens (*Cyprinus carpio*) durch Smith, Wivel und Potter (1970) erbrachte ähnliche Befunde. Die Vorniere zeigt sich auch hier als Organ mit großen Gefäßräumen. Diese sind teilweise mit Endothel ausgekleidet, während andere eine dicke Schicht steroidhormonbildenden Gewebes besitzen. Das lymphoide Gewebe findet sich gewöhnlich nahe den Gefäßkanälen und enthält zahlreiche Plasmazellen. Diese sind etwas größer als Lymphozyten und ihr Kern sitzt häufig an einem Zellpol. Das Chromatin ist meist peripher konzentriert.

Elektronenmikroskopisch sind verschiedene morphologische Unterschiede bei den Plasmazellreihen zu erkennen. Bei polarer Lage des Zellkerns erscheinen am anderen Pol zahlreiche zytoplasmatische Granula. Bei mehr zentraler Lage des Zellkerns sind die Zisternen des endoplasmatischen Retikulums kleiner und ziemlich gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt. Die häufig in der Nähe von Plasmazellen liegenden Granulozyten haben im Gegensatz zu denen höherer Säuger selten einen gelappten Kern. Die zytoplasmatischen Granula lassen kristalline Einschlüsse erkennen. Nach den morphologischen und immunologischen Befunden erscheint die Vorniere als hauptsächlicher Bildungs-ort für immunkompetente Plasmazellen. Daneben wurden noch erythropoetische und granulozytäre Zellanhäufungen nachgewiesen.

Die Vorniere der Scholle (*Pleuronectes platessa*) wird von Bogner und Ellis (1977) beschrieben als Organ mit hämatopoetischem Parenchym, das von einem Netzwerk retikuloendothelialer Zellen durchzogen wird. Dünnwandige Blutgefäße kommunizieren mit dem Parenchym über Fenestrierungen der Gefäßwände. Enge Blutsinusoiden begrenzt durch Bänder retikuloendothelialer Zellen und Leukozyten gehen radial von den Gefäßen aus und ziehen sich über eine rote Pulpa aus sich entwickelnden Erythrozyten und Granulozyten hin.

Mitunter finden sich in der Kopfniere noch exkretorische Anteile. So findet Weatherley (1963) beim Flußbarsch (*Perca fluviatilis*) in den Kopfnierenbereichen, die am weitesten kaudal liegen, sowie in den Gebieten, wo sich vordere und hintere Kardinalvene vereinigen, die größten Konzentrationen von Glomeruli und Tubuli.

b) Nebennieren

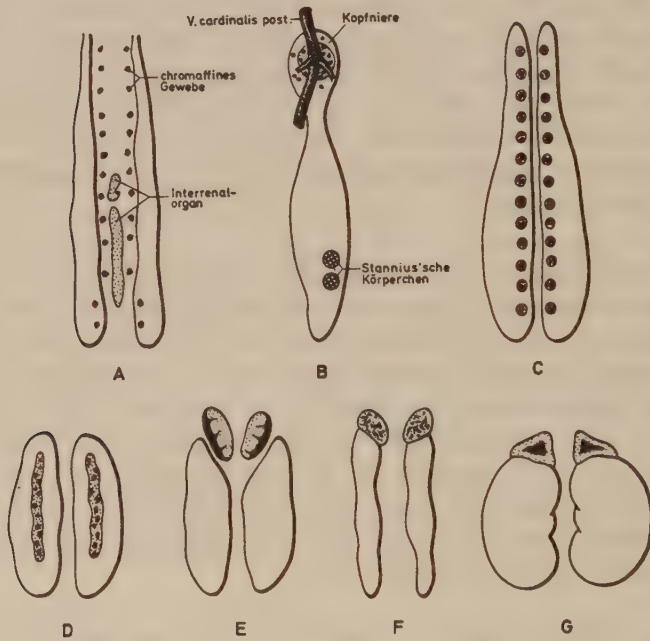
Lediglich bei einigen Knochenfischen wie z.B. den Seeskorpionen (Cottidae) soll ein kompakter Nebennierentypus mit Rinde und Mark existieren (Roberts, 1985). Sonst werden Nebennieren als einheitliches Organ, wie sie bei den höheren Wirbeltieren vorkommen, bei Fischen noch nicht angelegt. Es gibt aber auch hier zwei Gewebsarten, die in mehr oder weniger regelmäßiger Verteilung im Gebiet der Nieren und der großen Gefäße auftreten. Man unterscheidet das vom Peritoneum (also vom Mesoderm) abstammende Interrenalsystem, und das von dem Nervengewebe der sympathischen Ganglien sich ableitende Suprarenalsystem (Harder, 1964).

Das Interrenalsystem ist homolog der Nebennierenrinde der Säuger und ist normalerweise in der Kopfniere um die Postkardinalvene und ihre Zweige verteilt und produziert vor allem Cortisol. Das dem Nebennierenmark homologe Suprarenalsystem sind die chromaffinen Zellen mit den Sekretionsprodukten Adrenalin und Noradrenalin. Die beiden Zellarten sind entweder vermischt anzutreffen wie zum Beispiel beim Karpfen, wo sie die Wandung der Kardinalvene auskleiden, oder getrennt wie bei der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*), bei der die Interrenalzellen nicht die Vene auskleiden, sondern nur im Parenchym der Kopfniere auftreten (Hibiya, 1982).

Die Elasmobranchier haben ein unpaariges (Haie) oder paariges Organ (Rochen), das in einer Bindegewebskapsel zwischen den Hinterenden der Niere liegt, daher der Name "Interrenalorgan" (Harder, 1964).

Eine erste ausführliche Beschreibung brachte Baecker (1928), der die Nebennieren bei 14 Fischarten untersuchte. Für den Döbel (*Leuciscus cephalus*) beschreibt er bei formalinfixierten und HE-gefärbten Präparaten das Interrenalgewebe als sechs- bis achtschichtigen Belag, der die Verzweigungen der Kardinalvene umgibt. Es ist durch schwache Bindegewebszüge vom lymphoretikulären Kopfnierengewebe getrennt, in denen sich in Hortege-Präparaten fast überall auch Gitterfasern imprägnieren, die nur an den Grenzflächen zwischen den Zellsträngen

und den Kapillaren laufen und nicht zwischen die einzelnen Interrenalzellen dringen. Die polyedrischen oder rundlichen Zellen werden von Plasmafarbstoffen gleichmäßig gefärbt und erscheinen fein vakuolisiert.



Anordnung des interrenalen und des adrenalnen Gewebes bei verschiedenen Gruppen der Vertebraten. A Elasmobranchier, B Teleosteer, C Urodelen, D Anuren, E Eidechsen, F Vögel, G Säugetiere. Nieren: schwarz konturiert, chromaffines Gewebe (Nebennierenmark): schwarz, interrenales Gewebe (Nebennierenrinde): punktiert. Bei den Elasmobranchiern sind die beiden Komponenten räumlich getrennt. Bei den Knochenfischen konzentriert sich interrenales und adrenales Gewebe in der Kopfniere und um die Zweige der V. cardinalis posterior, häufig durchmischen sich die beiden Gewebekomponenten.

Fig. 15
(aus Romer und Parsons, 1983)

Das chromaffine Gewebe findet sich als einzelne oder zu Gruppen vereinigten Zellen in dem Interrenalgewebe. Sie sind von unregelmäßiger Kontur und färben sich mit Kaliumbichromat stark braun an. Bei HE-Färbung nehmen die Zellen fast keinen Farbstoff an. Wie bei einer Reihe anderer Fische kommen die chromaffinen Zellen nur im Interrenalgewebe vor im Gegensatz zur Bachforelle (*Salmo trutta*) oder Barsch (*Centropomidae*), wo sich die Zellen auch in anderen Nierenbereichen fanden.

Reichle (1959) schildert das Nebennierengewebe beim Karpfen (*Cyprinus carpio*). Es ist fast ausschließlich in den Außenwänden der vorderen und hinteren Kardinalvene und des Ductus cuvieri konzentriert. Es erscheint nie unabhängig vom venösen System. Bei wenigen Wochen alten Jungfischen liegen die chromaffinen Zellen in Form kleiner Grüppchen oder als Einzelzellen eingestreut im interrenalen Gewebe. Sie berühren mit ihrer Basalmembran häufig die Gefäßwand. Der Zellkern färbt sich nur diffus, aber ein Kernkörperchen ist gut anfärbbar.

Licht- und elektronenmikroskopisch wurde das Interrenalgewebe vom Goldfisch (*Carassius auratus*) von Ogawa (1967) untersucht. Es besteht aus drei Schichten länglicher Zellen, deren Längsachse senkrecht zur Venenwand steht. Ihr Kern ist rund und liegt zentral. Die zytoplasmatische Grundsubstanz ist von geringer Elektronendichte und enthält zahlreiche Mitochondrien, geringere Mengen endoplasmatischen Retikulums, einige Ribosomen, wenige Granula und häufig einen großen Golgiapparat und zytoplasmatische Filamente. Die Mitochondrien sind vom vesikulären Typ und sind in Kernnähe konzentriert, was ein Charakteristikum steroidsezernierender Zellen zu sein scheint.

Bei einer licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchung der Nebennieren der Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus*) unterschieden Mastrolia et al (1981) unter den chromaffinen Zellen noradrenalinhaltige mit sehr elektronendichten großen Granula und adrenalinhaltige mit etwas kleineren Granula von geringerer Elektronendichte.

Die Zellen sind reich mit cholinergen Nervenendigungen versorgt. Die Interrenalzellen sind auch hier durch Mitochondrien vom tubulovesikulären Typ charakterisiert. Der Anteil der chromaffinen Zellen war in der linken Kopfnierenhälfte um 32% geringer als in der rechten.

2. Rumpfnieren

Zur Harnbereitung dient in der Niere die funktionelle Einheit, das Nephron. Es besteht aus Nierenkörperchen (Malphigi) mit Glomerulum und Bowman'scher Kapsel und dem Tubulusapparat und Sammelrohr (Vogel und Gärtner, 1976). Es ist bei allen Wirbeltieren im Prinzip gleich aufgebaut (Romer und Parsons, 1983).

a) Nierenkörperchen (Corpusculum renis) oder Malphigikörperchen.

In der Mitte des vorigen Jahrhunderts hatten Ludwig und Bowman erkannt, daß in den Glomerula Flüssigkeit aus dem Plasma in den Kapselraum abgepreßt wird. Die Flüssigkeitsmenge, die in den Kapselraum abgepreßt wird, ist vom effektiven Filtrationsdruck abhängig, d.h. von der Differenz der hydrostatischen Drucke in Kapillarlumen und Kapselraum minus der Differenz der kolloidosmotischen Drucke in Blutplasma und Ultrafiltrat. Bei Messungen an Ratten (*Ratus ratus*) wurde ein effektiver Filtrationsdruck von 20 cm Wassersäule gemessen (Ulrich, 1973).

Bei Fischen scheint der geringere Filtrationsdruck durch Zilienbewegungen im Nephron (Vortriebswirkung) ausgeglichen zu werden (Hickman und Trump, 1969).

Das Nierenkörperchen dient als Filter, in ihm wird der Vorharn gebildet, ein Ultrafiltrat des Blutplasmas, das alle darin gelösten Stoffe - ausgenommen Proteine - in gleicher Konzentration wie das Blut enthält (Leonhard, 1981).

Feinbau

Die Stelle, an der die afferente Arteriole in das Glomerulum ein- und die efferente Arteriole austritt, ist der Gefäßpol. Beim Säuger hat das Vas efferens einen kleineren Querschnitt als das Vas afferens, besitzt wenig Muskulatur und keine Membrana elastica interna (Leonhard, 1981). Diametral gegenüber liegt der Harnpol an der Stelle, an der sich die Kapsel zu einem Tubulus verengt. Sobald die afferente Arteriole in das Nierenkörperchen eingetreten ist, gehen aus ihr drei bis sechs Kapillaräste hervor, die sich ihrerseits weiter in kleinere Kapillaren teilen, das Glomerulum oder das Wundernetz, Rete mirabile des Nierenkörperchens. Die Glomerulumkapillaren anastomosieren frei untereinander über sehr enge kapillare Kanäle (Netter, 1976). Das Glomerulum stülpt den blindsackartigen Anfang des Tubulussystems derartig ein, daß ein doppelwandiger Becher, die Bowman'sche Kapsel, zustandekommt. Die innere Wand des Bechers, das viszerale Blatt, liegt in Form von Deckzellen (Epizyten, Podozyten) der Gefäßwand der Kapillarschlingen außen dicht an, die äußere Wand, das parietale Blatt, besteht aus Plattenepithelzellen, sie bilden die Glomerulumkapsel (Leonhard, 1981). Dadurch entsteht zwischen beiden Lagen ein Sammelraum (Bowman'scher Raum) für den aus dem Glomerulum diffundierenden Harn (Primärharn) (Krölling, Grau, 1960).

Ein wichtiger Unterschied scheint bei Fischen im Gegensatz zu Säugern darin zu bestehen, daß sich hier die Kapillarschlinge nicht, wie zum Beispiel beim Menschen, nach Eintritt in die Bowman'sche Kapsel aufteilt, sondern lediglich vielfach aufgeschlängelt ist (Oppermann, 1973).

Lichtmikroskopie

Nierenkörperchen sind Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Stroh (1960) beschreibt bei Forellen (*Salmo trutta* und *Salmo gairdneri*) die Nierenkörperchen als meist in Gruppen zu drei und vier zusammenliegend und von ovoider bis runder Gestalt, deren Durchmesser zwischen 70 und 100 μm liegt.

Die Basalmembran stellt das eigentliche Kapillarrohr dar und zeigt sich bei Azanfärbung als feine blaue Lamelle. Es bildet die Ansatzfläche für Endothel und Deckzellen. Die zahlreichen Deckzellen überziehen die ganze Außenseite des Kapillarrohrs und wölben sich einzeln in den Bowman'schen Raum vor. In ihrer Gesamtheit bilden sie das innere Blatt der Bowman'schen Kapsel. Die plasmaarmen Deckzellen besitzen einen großen, fast runden Kern, der an der dem Kapillarrohr zugewandten Seite etwas abgeplattet ist. Die Endothelzellen liegen der Innenseite des Kapillarrohrs flach an. Ihre Kerne sind klein und abgeplattet. Sie werden im histologischen Schnitt selten angetroffen, was auf die geringe Zahl der Endothelzellen gegenüber den Deckzellen Rückschlüsse zuläßt.

Die parietale Schicht der Bowman'schen Kapsel wird von einer Basalmembran gebildet, die von schwammigen Zellen mit abgeflachten Kernen bedeckt wird (Anderson und Loewen, 1975). Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) nimmt das parietale Plattenepithel, das am Gefäßpol in das dünne viszerale Epithel übergeht, gegen den Exkretionspol an Höhe zu und bildet in seiner Fortsetzung den Halsabschnitt des Harnkanälchens (Reichle, 1959).

Beim Hecht (*Esox lucius*) zeigen nach Linns (1968) die Glomeruli (Malphigikörperchen) erhebliche Unterschiede in ihrer Größe. Das Kapillarkonvolut ist sehr zellreich und nur selten sind die Gefäßlumina gut zu übersehen. Die Epizyten lassen sich gut abgrenzen, während die Endothelzellen nur schwer von den interkapillären Zellen zu trennen sind. Über eine ungleiche Verteilung der Nierenkörperchen bei der Forelle (*Salmo gairdneri*) berichten Henderson, Brown et al (1978). Hier liegt der Großteil in den kaudalen Nierenabschnitten konzentriert.

Elektronenmikroskopie

Struktur des Kapillarknäuels:

Beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) sind die drei für das Vertebraten-glomerulum typischen Zellschichten erkennbar: Die Endothelzellen zeichnen sich durch ihre abgeflachten Zellkörper aus und besitzen Poren von 90 - 111 nm Durchmesser. Die Kerne jedoch, die von einer kleinen zytoplasmatischen Zone umgeben sind, ragen beträchtlich in das Kapillarlumen hinein. Im Gegensatz zu den Mesangiumzellen ist ihre Kernmembran mehr oder weniger gezahnt.

Die Kerne der Mesangiumzellen sind polygonal, ihre Kernmembran gerade (Elger und Hentschel, 1981). Aufgabe dieser Zellen beim Säuger ist das von den Podozyten laufend produzierte, überalterte Basallaminamaterial zu phagozytieren (Leonhard, 1981). Möglicherweise sind sie neben ihrer immunologischen Funktion auch befähigt, durch ihren Gehalt an kontraktilen Elementen Kontraktionen und Dilatation der Glomerula auszulösen (Bargmann, 1977).

Mesangiumzellen finden sich in den zentrilobulären Gebieten der Kapillarschlingen und haben Fortsätze unterschiedlicher Länge. Bei Meeresteleosteen umgeben diese Fortsätze häufig das ganze Kapillarlumen, während bei Süßwasserteleosteen dies im allgemeinen nicht der Fall ist (Hickman und Trump, 1969). Bei in Salz- und Süßwasser gehaltenen Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*) finden sich die Mesangiumzellen bei Süßwassertieren fast ausschließlich nahe dem Gefäßpol und haben nur schmale Zellfortsätze. Unter Salzwasserhaltung zeigen sie sich jedoch deutlich ausgebildet. (Bonga Wendelaar 1973)..

Die Basalmembran setzt sich beim Säuger aus einer Lamina densa, einer dünnen Lamina rara externa und einer breiten Lamina rara interna zusammen (Linss, 1967). Sie ist als der entscheidende Filter auf molekularer Ebene anzusehen (Farquhar, 1980).

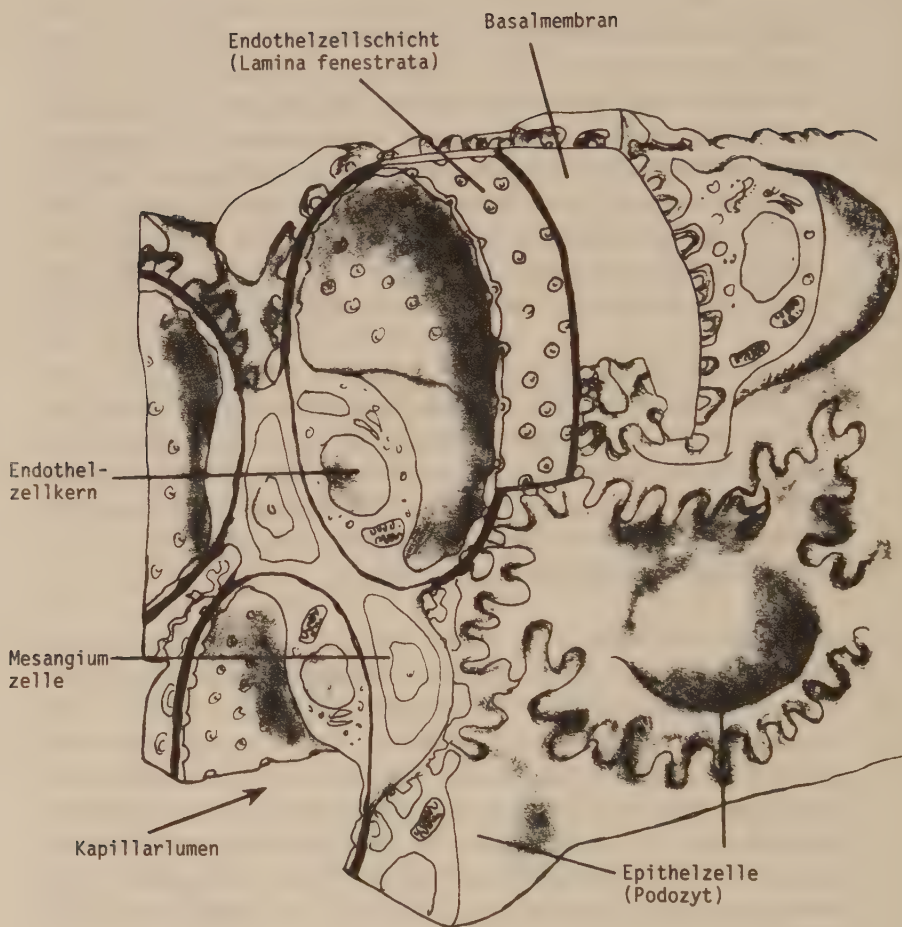


Fig. 16
Stereogramm eines Segments von Glomerulumkapillaren
(Gezeichnet nach Netter, 1976)

Eine weitere wichtige Filtrationsmembran stellen die Schlitzporen (Schlitzdiaphragma, Schlitzmembran) als Endbarriere für Moleküle mit einem Molekulargewicht über 70.000 dar (Netter, 1976). Sie verlaufen zwischen den äußeren Blättern der Plasmamembran der Fußfortsätze. Die Größe der Poren schwankt - offenbar abhängig von den angewandten Fixierungsmethoden - beträchtlich.

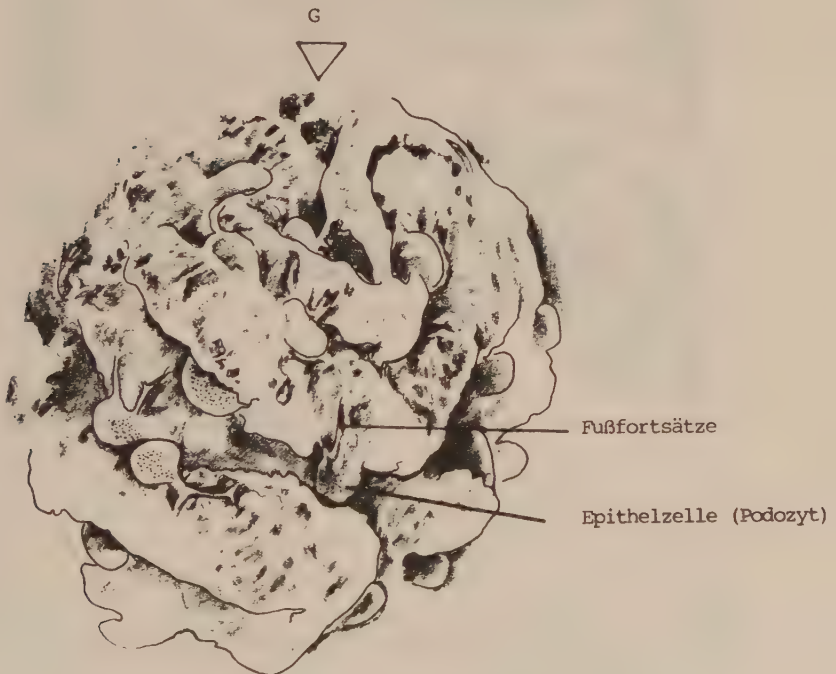


Fig. 17
Oberflächenarchitektur der epithelialen Schicht auf den Kapillarschlingen bei *Carassius auratus gibelio*. Deutlich sind die Podozyten erkennbar mit primären und sekundären Fußfortsätzen. (Gezeichnet nach einer rasterelektronischen Aufnahme von Hentschel, 1981)

Eine in der Aufsicht reißverschlussähnliche Struktur fand sich bei Ratte, Maus und beim Menschen nach Tanninsäurefixierung. Die Porengröße läßt sich auf ca. 92 - 116 Å in der Länge und über 50 Å in der Breite schätzen (Latta, 1980).

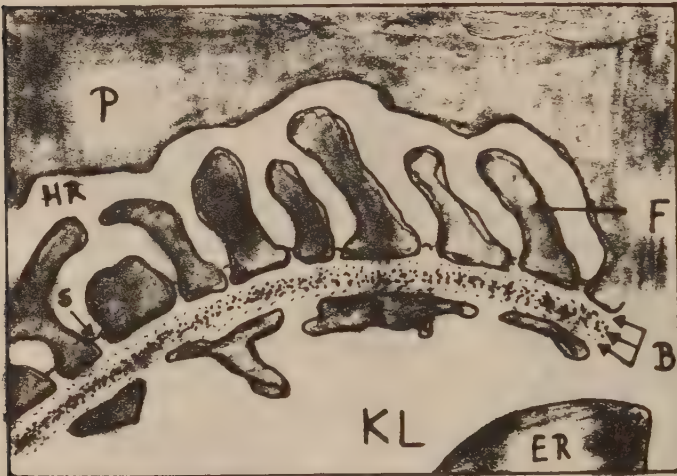


Fig. 18

Elektronenmikroskopisches Bild der Glomerulumkapillarwand der Ratte.

S = Schlitzdiaphragma

B = Basalmembran bestehend aus:

Lamina rara interna, Lamina densa, Lamina rara externa

F = Fußfortsätze der Podozyten

HR = Harnraum

E = Endothelzellen (mit Fenestrierungen)

KL = Kapillarlumen

P = Podozyt

ER = Erythrozyt

(Gezeichnet nach Latta, 1980)

Bulger und Trump (1968) finden bei der Englischen Scholle (*Parophyrus vetulus* und Elger und Hentschel (1981) beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) die Schlitzmembranen ähnlich wie bei Säugern, jedoch höher an den Fußfortsätzen (also mehr distal der Basalmembran) lokalisiert.

Das viszerale Epithel wird durch die Podozyten gebildet, die primäre und sekundäre Fortsätze und schmale, ineinander verzahnte Füßchen besitzen. Ihr Kern ist vergleichsweise groß und mehrfach gefaltet (Elger, Hentschel, 1981). Beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) findet Bonga Wendelaar (1973) eine - mit Säugern verglichen - geringere Anzahl von Zytoplasmafortsätzen.

Sakai und Kawahara (1983) berichten bei Triturus (*Cynops*) pyrrhogaster von einer zum Säuger unterschiedlichen Ausbildung der Filtrationsbarriere: Sie besteht aus einer zweiteiligen Zwischenschicht aus Basallamina der Podozyten und subendotheliale lockerem Bindegewebe. Die Podozytenlamina besteht aus einer hellen und dunklen Schicht. Das Bindegewebe enthält zwei Arten von Kollagenfibrillen. Eine Basallamina der Endothelzellen wurde nur selten festgestellt.

Struktur des parietalen Epithels:

Die parietale Schicht der Bowman'schen Kapsel besteht aus flachen Zellen, die durch Haftkomplexe verbunden sind. Auf der dem Harnraum zugewandten Seite finden sich Mikrofilamentbündel, die am Desmosom befestigt sind und die parallel zum apikalen Zellrand verlaufen. Mikrotubuli und vereinzelte Zilien sind vorhanden (Bonga W., 1973). Nach Bulger und Trump (1968) sind die Kerne der parietalen Zellen abgeflacht und von etwas unregelmäßiger Gestalt. Die vereinzelter Zilien gehen von Zytoplasmaeinsenkungen aus. In der Zytoplasmamatrix befindet sich eine große Anzahl von Filamenten, wobei kleinere Filamente ein dichtes Netz um die ganze Zelle bilden, während dickere das Zytoplasma durchziehen.

b) Juxtaglomeruläre Zellen

Capr  ol und Sutherland (1968) stellten bei Anwendung der Bowie-F  rbung (von Bowie 1935 urspr  nglich zur F  rbung von Pepsinogengranula der Magenschleimhautdr  sen benutzt) bei 18 verschiedenen im S   - und Salzwasser heimischen Arten juxtaglomerul  re Zellen fest. Beim Menschen sind die juxtaglomerul  ren Zellen auf der einen Seite mit dem Arteriolenendothel, auf der anderen mit denen der Makula densa der distalen Tubuli in engem Kontakt (Netter, 1976). Reich (1967) konnte an den von ihm untersuchten Fischen weder eine solche r  umliche Beziehung noch eine Makula densa   berhaupt feststellen. Dennoch scheint die Existenz eines Renin-Angiotensinmechanismus bei Fischen gesichert (Brown, Oliver et al, 1980). Bei einigen Arten konnten bisher noch keine juxtaglomerul  ren Zellen gefunden werden, z.B. bei Elasmobranchiern und einigen Salmoniden (Capr  ol und Sutherland, 1968). Andererseits kommen sie sogar bei den aglomerul  ren Nieren von *Pleuronectes microcephalus* und *Lophius americanus* vor.

Die juxtaglomerul  ren Zellen lassen sich an verschiedenen arteriellen Gef   en nachweisen: nahe den Glomerula an den afferenten Arteriolen, an den praeglomerul  ren Arteriolen oder auch an Nierenarterien. Meist handelt es sich um eine einzige Zellschicht. Mit der PAS- oder Bowie-F  rbung lassen sich die zytoplasmatischen Granula meist gut darstellen, w  hrend bei Aldehyd-Fuchsin meistens nur das Zytoplasma reagiert (Krishnamurty und Bern, 1969).

Meyer et al (1967) stellen in einer licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchung von Meeres- und S   wasserteleosteen beim S   wasservertreter Rotaug (Leuciscus rutilus) nur vereinzelt m   ig stark granulierte Zellen fest, w  hrend bei den marinen Vertretern mitunter Gef   querschnitte in ihrer ganzen Circumferenz von dicht granulierten epitheloiden Zellen umgeben sind. Die Zellen gleichen morphologisch den transformierten glatten Muskelzellen h  herer Wirbeltiere.

c) Tubulusabschnitte

Begriffsdefinition: Die auf die einzelnen Tubulusabschnitte angewandten Begriffe sind häufig uneinheitlich. Die folgende Tabelle zeigt die einander entsprechenden Bezeichnungen für das Vertebraten-nephron:

ANATOMISCHE BEZ.	PHYSIOLOGISCHE BEZ.	MIKROSK. ANATOM. BEZ.
Tubulus contortus	proximales Konvolut	Hauptstück (proximaler Tubulus)
Tubuli recti	Schleife { Anfang Mittel End	
Tubulus contortus	Distales Konvolut	Mittelstück (distaler Tubulus)

(Leonhard, 1981)

Aufgabe:

Zur Physiologie der einzelnen Nephronsegmente ist bei Süßwasserfischen allgemein wenig bekannt. So sind Transportprozesse und -orte weitgehend hypothetisch und ergeben sich aus dem Vergleich mit homologen Strukturen anderer Vertebraten (Hentschel & Meyer, 1980). Na^+ und Cl^- werden zu 99% aus dem Tubuluslumen aufgenommen, wobei Na^+ aktiv resorbiert wird und Cl^- passiv folgt. Die aktive Aufnahme von Ionen findet mindestens teilweise ohne passive Begleitung von Wasser statt, da gewöhnlich nur weniger als 50% und manchmal nur 5% des filtrierten Wassers reabsorbiert wird. Distale Tubulussegmente und Sammelrohre sind nahezu wasserundurchlässig. Der erste Abschnitt des proximalen Tubulus ist vermutlich für die Resorption filtrierter organischer Plasmabestandteile wie Glukose, Aminosäuren, und Makromolekülen zuständig, wie Jaffee (1956) am Goldfisch (*Carassius auratus*) nachweisen konnte. Untersuchungen von Nishimura (1977) beim Zwergwels (*Ictalurus punctatus*) bestätigen die Resorption von NaCl in den distalen Nephronabschnitten durch Versuche mit Diuretika. Etacrynsäure und Furosemid beeinträchtigen beim Säuger die Fähigkeit

des Tubulusepithels, Na^+ und Cl^- zu resorbieren im ganzen Nephron (Forth, Henschler, 1977). Beim Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*) wurden fast 50% des filtrierten NaCl nicht resorbiert gegenüber nur 25% bei Säugern. Außerdem verursachte Acetazolamid (Carboanhydratasehemmer) geringe Diurese aber hohe Natriurese. Vergrößerte Bikarbonatausscheidung im Urin bei geringen Dosen läßt vermuten, daß ein Carboanhydratasemechanismus existiert und durch Acetazolamid gehemmt wird (Nishimura, 1977). Außer im Tubulus scheint bei einigen Fischen auch in der Harnblase aktiv Na^+ und Cl^- transportiert zu werden, wie Untersuchungen von Loretz und Bern (1981) an *Gillichthys mirabilis* zeigten.

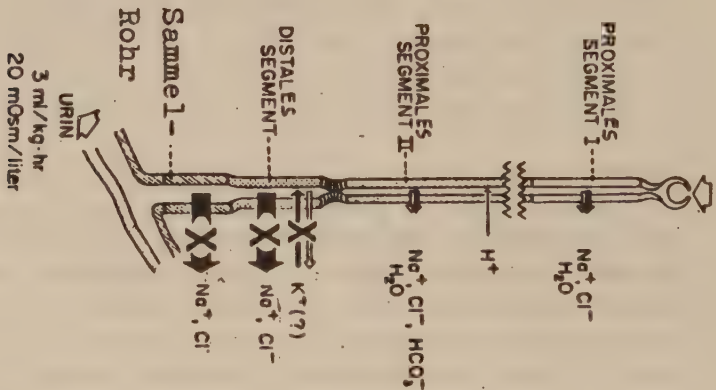


Fig. 19

Elektrolytbewegungen im Nephron von Süßwasserteleosteer

- = aktiver Transport ⇨ = passiver Transport
X = Blockade durch Furosemid und Ethakrynsäure

Bau

Lichtmikroskopie: Erstmals ausführlich und systematisch befaßten sich vor allem Edwards und Grafflin in den dreißiger Jahren mit dem Bau von Fischtubuli. Edwards (1935) unterscheidet bei Meeresteleosteern:

1. aglomeruläre Tubuli, ohne distales Konvolut mit nur einem zytologisch einheitlichen Abschnitt (unisegmental), der dem proximalen Konvolut höherer Vertebraten ähnelt.
2. glomeruläre Tubuli mit Halsabschnitt, plurisegmental, in Teilen ähnlich dem proximalen Konvolut höherer Vertebraten und ohne distales Konvolut.

Bei Süßwasserfischen:

Tubuli mit Halsabschnitt, bisegmentalem proximalem Konvolut, Zwischensegment und distalem Konvolut.

Eine tabellarische Übersicht über die unterschiedlichen vorhandenen Nephronabschnitte geben Hickman und Trump (1969).

Tafel I Vorkommen der Tubulusabschnitte bei verschiedenen Fischarten

Habitat	Nieren- körperchen	Hals	Proxim. Segm. I	Proxim. Segm. II	Zwischen- segment	Distales Segment	Sammel- rohr	Familie und Spezies
Süßwasser	+	+	+	+	+	+	+	Cypriniden: Carassius auratus, Danio malabaricus Siluriden: Parasilurus asotus, Xiphophorus helleri Cypriniden: Cyprinus carpio, Hemibarbus barbus Ictaluridae: Ictalurus Plotosidae: Plotosus anguillaris, Anago anago Ophichthyidae: Gymnothorax kidado, Gadidae: Merluccius vulgaris, Menidae: Coryphaena hippurus, Mullidae: Upeneus bensasi, Pleuronectidae: Parophrys vetulus Saccopharyngidae: Gastrostomus bairdi, Lophiidae: Lophius americanus Anguillidae: Anguilla rostrata Salmonidae: Oncorhynchus gorbuscha Pleuronectidae: Paralichthys lethostigma Cyprinodontidae: Fundulus heteroclitus Salmonidae: Salmo gairdneri Cyprinodontidae: Oryzias latipes
Salzwasser	+	+	+	+	+	+	+	
	+	+	+	+	+	0	+	
	0	0	0	+	0	0	+	
Katadrom	+	+	+	+	+	+	+	
Anadrom	+	+	+	+	0	+	+	
Euryhalin, Salzwasser	+	+	+	+	0	+	+	
Euryhalin, Süßwasser	+	+	+	+	+	+	+	

Halsabschnitt

Gegenstand zahlreicher Untersuchungen ist bisher vor allem das Nephron der Salmoniden gewesen. Nach Stroh (1960) und Anderson und Loewen (1975) finden sich in dem Gebiet, wo die parietale Schicht der Bowman'schen Kapsel sich dem Halsabschnitt nähert, etwa vier bis sechs Reihen kubischer Zellen, die übergangslos zylindrisch werden und deren Kerne basal liegen. Die Zellen sind sehr schmal (Stroh, 1960) und tragen schon wenige Zellbreiten nach Beginn einen rasch höher werdenden Bürstensaum, dessen Zilien häufig zu Büscheln verklebt sind. Reich (1967) versteht unter dem "rudimentären Halssegment" nur den ebenfalls unmittelbar nach der Bowman'schen Kapsel beginnenden, nur wenige Zellreihen langen Tubulusabschnitt, der noch keinen Bürstensaum besitzt und dessen Zellkerne oval geformt sind. Auch Bonga (1973) schildert das Halssegment beim Stichling (*Gasterosteus acculeatus*) als nicht mit Zilien besetzt. Reichle (1959) findet den Halsabschnitt bei erwachsenen Karpfen deutlicher ausgebildet als bei Jungfischen. Bei der Rutte (*Gadidae*) macht er immerhin 6% der Tubuluslänge aus. Die Zellen enthalten sehr wenig Protoplasma und werden ganz von den schmalen, chromatinreichen Kernen ausgefüllt. Zellgrenzen sind kaum erkennbar (Reich, 1967), was auch Reichle (1959) beim Karpfen bestätigt.

Erster proximaler Abschnitt

Dieser relativ kurze Abschnitt umfasst etwa 5 - 10% der gesamten Nephronlänge beim Stichling (*Gasterosteidae*) (Bonga, 1972) und 32% bei der Forelle (*Salmo trutta*) (Reich, 1967). Das Tubuluslumen und auch der Außendurchmesser vergrößern sich, die Zellkerne liegen basal oder subzentral in dem hellen Zytoplasma zylindrischer Zellen (Anderson und Loewen, 1975). Der Bürstensaum färbt sich kräftig an und ist relativ hoch, die Kerne sind - weil chromatinreich - dunkel gefärbt (Reich, 1967).

Beim Goldfisch (*Carassius auratus*) lassen sich vier verschiedene Zelltypen unterscheiden: die eigentlichen Tubuluszellen, dunkle Zellen, zilienbesetzte Zellen und Schleimzellen. Letztere sind hauptsächlich auf den allerersten Abschnitt konzentriert (Sakai, 1985).

Zweiter proximaler Abschnitt

Dies ist der längste Tubulusabschnitt (Reich, 1967, Bonga, 1973) und ist gekennzeichnet durch eine Verringerung des Lumens. Chromatinarme größere Zellkerne liegen zentral, bisweilen auch apikal in mehr kubischen, großen Zellen (Kendall und Hinton, 1974, Anderson und Loewen, 1975). Der Bürstensaum unterscheidet sich in Höhe und Dichte nicht von dem des vorangegangenen Abschnittes (Stroh, 1960, Reich, 1967). Beim Goldfisch (*Carassius auratus*) berichtet Sakai (1985) vom Vorhandensein zahlreicher "dunkler Zellen".

Zwischenabschnitt

Bei einigen Spezies in Süß- und Salzwasser scheint dieser sehr kurze Nephronteil zu fehlen (Hickman und Trump, 1969, Hibiya, 1982). Beschrieben wird er z.B. bei der Süßwasserforelle (Anderson und Loewen, 1975) als sehr kurzer, aus kubischen zilienbesetzten Zellen bestehender Nephronteil. Beim Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*) findet sich ein ebenfalls sehr kurzer zilienbesetzter Abschnitt, dessen Innendurchmesser deutlich geringer ist als der der proximalen und distalen Nephronteile (Kendall und Hinton, 1974). Beim Karpfen beschreibt nur Reichle (1959) einen Zwischenabschnitt mit einem kleineren Innen- und Außendurchmesser. Andere Autoren finden diesen Nephronteil beim Karpfen nicht (Hickman und Trump, 1969).

Distaler Abschnitt

Dieser Teil fehlt im allgemeinen bei Meeresfischen und besitzt grundsätzlich keinen Bürstensaum (Reich, 1967, Bulger und Trump, 1968, Hickman und Trump, 1969, Hibiya, 1982).

Beim Karpfen färbt sich das Zytoplasma der Tubuluszellen mit Azan intensiv blau, die Zellgrenzen zum Lumen hin sind mitunter konvex vorgewölbt (Reichle, 1959). Letzteres wurde auch von Oppermann (1973) beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) und beim Zwergstichling (*Pungitus pungitus*) beobachtet.

Nach Stroh (1960) und Reich (1967) sind die Zellen bei Cypriniden hochprismatisch, nach Reichle (1959) werden sie beim Karpfen nach distal bis niedrig kubisch. Bei der Forelle (*Salmo trutta*) sind die Epithelzellen niedrig kubisch bei einer Verringerung des Innen- und Außendurchmessers des Tubulus.

Sakai (1985) beschreibt beim Goldfisch (*Carassius auratus*) neben den eigentlichen Tubuluszellen noch sogenannte "Interjacent cells", die regelmäßig zwischen diesen liegen und sich durch schmale, dunkle Kerne auszeichnen.

d) Sammelrohre

Die Sammelrohre entwickeln sich embryologisch beim Menschen aus der Ureterknospe, und gelten daher nicht als Teil des Nephrons (Netter, 1976). Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) ist keine deutliche Grenze zwischen distalem Konvolut und dem Beginn der Sammelrohre erkennbar, vielmehr nehmen die Höhe des Epithels und die Lichtungsweite allmählich zu, wobei das Epithel am Ende deutlich mehrreihig ist (Reichle, 1959). Außerdem ist die Basalmembran der Sammelrohre bei allen beschriebenen Fischen nach distal zunehmend, von einer Schicht Bindegewebe und Muskelzellen umgeben und dadurch von anderen Nephronabschnitten abzugrenzen (Stroh, 1960, Anderson und Loewen, 1975, Hentschel und Kaune, 1977, Hentschel und Meyer, 1980).

Bei Salmoniden sind die Zellen kubisch bis zylindrisch mit basal liegenden Kernen (Anderson & Loewen, 1975). Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) und bei der Scholle (*Parophrys vetulus*) sind die Zellkerne von länglicher, eiförmiger Gestalt. Hentschel & Meyer (1980) unterscheiden

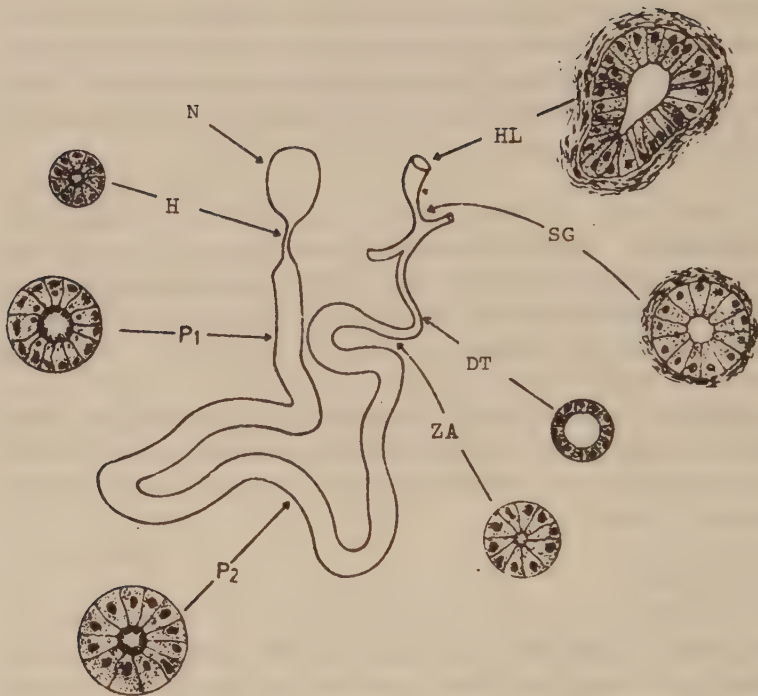


Fig. 20

Nephron der Forelle

- N = Nierenkörperchen
- H = Halsabschnitt
- P1 = Erster proximaler Abschnitt
- P2 = Zweiter proximaler Abschnitt
- ZA = Zwischenabschnitt
- DT = Distaler Tubulus
- SG = Sammelgang
- HL = Harnleiter

(Nach Anderson und Loewen, 1975)

beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) noch einen kurzen Sammelgang, der Sammelgangsystem mit dem distalen Segment verbindet und Mukocyten enthält.

e) Harnleiter (Wolff'scher Gang)

Eine Vielzahl von Bezeichnungen wird auf die Ausführungsgänge der Nephronen angewendet. So wird von primärem oder sekundärem Harnleiter gesprochen. Unter dem primären versteht man die ursprüngliche Vereinigung der Tubuli der Vorniere zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, der in die Kloake bzw. in die Nähe des Afters mündet. Er wird daher auch Vornierengang oder Ductus pronephriticus genannt. Da aber auch die Tubuli des Mesonephros, der Urniere, noch in den primären Harnleiter münden, wird er auch als Urnierengang oder Ductus mesonephriticus bzw. nach seinem Entdecker Wolff'scher Gang genannt (Harder, 1964).

Die Ableitung des Harnes erfolgt bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen auf unterschiedliche Weise. Bei der einfachen Vertebratenniere, wie sie bei den Cyclostomen zu finden ist, genügt ein Paar einfacher Urnierengänge. Spermien und Eizellen werden hier zunächst in die Bauchhöhle abgegeben. Bei den Gnathostomen (Placodermi und alle höheren Vertebraten) wird der ursprüngliche Harnleiter nur für die Passage der (männlichen) Geschlechtsprodukte benutzt. Bei einigen wenigen rezenten Vertebraten, Stören, Fröschen und einigen anderen Amphibien dient dieser Gang gleichermaßen der Ableitung der Spermien und des Harnes. Im allgemeinen ist jedoch diese Doppelfunktion offenbar ungenügend und wird nicht beibehalten. Bei den Teleosteen hat sich zum Beispiel das Ableitungsrohr für die Spermien, der sekundäre Ductus deferens, völlig vom Urnierengang getrennt, der damit auf seine ursprüngliche Funktion als Harnleiter beschränkt ist. Bei allen anderen Gnathostomen wird der primäre Harnleiter beim männlichen Geschlecht für die Spermienbildung übernommen und für den Harnfluß wurden ganz oder teilweise neue Gänge ausgebildet (siehe auch Seite 30) (Romer und Parsons, 1983).

Histologisch besteht der Harnleiter bei Fischen aus drei Schichten: Aus einer inneren von zylindrischen Epithelzellen gebildeten, einer mittleren aus Bindegewebe und zirkulären Muskelfasern und einer äußeren bindegewebigen Tunica adventitia (Hibiya, 1982).

Beim Goldfisch (*Carassius auratus*) sind die eigentlichen Epithelzellen hoch zylindrisch, dazwischen finden sich zahlreiche Becherzellen (Hentschel und Meyer, 1980, Sakai, 1985).

Elektronenmikroskopie

Im Halsabschnitt unterscheiden Anderson und Loewen (1975) bei Salmoniden zwei Zelltypen: einen mit langen Zilien besetzten und Zellen, die nur Mikrovilli tragen und denen des ersten proximalen Abschnittes gleichen.

Bei der Englischen Scholle (*Parophrys vetulus*) sind die unregelmäßig geformten Zellen manchmal an ihren Lateralflächen miteinander verzahnt. Die meist in Gruppen zu 12 Stück angeordneten Zilien besitzen Basalkörper, die mit einem ausgedehnten System gestreifter Wurzeln verbunden sind. In der apikalen Zellregion sind zahlreiche Granula geringer Elektronendichte anzutreffen (Bulger und Trump, 1968).

Bei der Forelle (*Salmo trutta*) sind die Zellen des ganzen proximalen Tubulus durch einen deutlichen Bürstensaum charakterisiert, anders als bei einigen Meeresteleosteen. Einige zilienbesetzte Zellen haben keine Mikrovilli. Zellen des ersten proximalen Abschnittes unterscheiden sich von allen anderen Nephronsegmenten durch das Vorhandensein dichter apikaler Tubuli, kleiner Vakuolen und unterschiedlich großer vesikulärer Strukturen. Ähnliche Charakteristika entsprechender Abschnitte wurden bei einigen Säugerspezies beschrieben. Zellen des zweiten proximalen Abschnittes zeigen apikal nicht die großen vesikulären Strukturen, dafür finden sich im Zytoplasma große Lipidtröpfchen und elektronendichte Vesikel. Das basale Plasmalemma zeigt

zahlreiche Einfaltungen, zwischen denen die Mitochondrien liegen (Anderson und Loewen, 1975). Linss (1969) unterscheidet beim Nephron vom Hecht (*Esox lucius*) in Anlehnung an Krause (1923) nur ein Harnkanälchenkonvolut (proximaler Tubulus) und ein Schaltstück (distaler Tubulus). Die Epithelzellen des proximalen Tubulus zeigen an der luminalen Oberseite einen Bürstensaum, dann folgt eine Zytoplasmazone mit zahlreichen Tubuli, daran anschließend supranukleär eine vakuläre Zone. Zwischen Kern und Basalmembran liegen zahlreiche Plasmallemeinfaltungen, die als β -Zytomembranen bezeichnet werden.

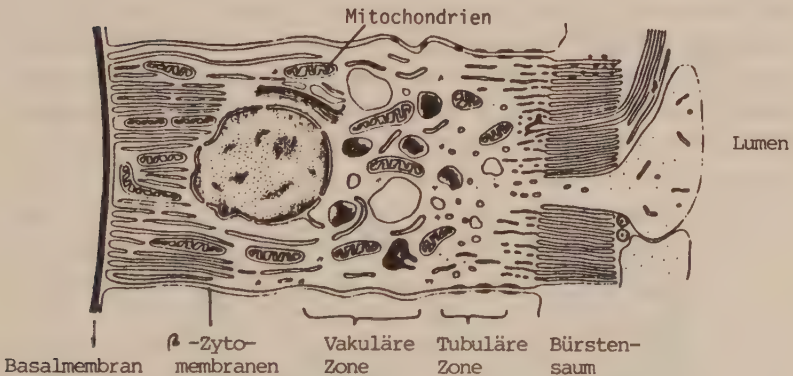


Fig. 21

Schematische Darstellung einer Epithelzelle des Harnkanälchenkonvoluts (proximaler Tubulus) beim Hecht (*Esox lucius*). In der an die Basalmembran angrenzenden Region reichen die β -Zytomembranen gewöhnlich bis zur Höhe des Zellkerns. Die Einfaltungen verlaufen häufig parallel zueinander und steigen fast senkrecht von der Basalmembran auf, sind aber auch ungeordneter anzutreffen. Die Mitochondrien liegen zwischen den Membranen in deren Längsrichtung.

Supranukleär folgt eine Zone mit einer Vielzahl von unterschiedlich elektronendichten Vakuolen.

Apikal liegt ein Zellgebiet mit zahlreichen Tubuli, die ihren Ausgang vom Grunde der Einsenkungen des Bürstensaums aus nehmen.

(Nach Linss, 1969)

Den zweiten Abschnitt des proximalen Tubulus beschreibt Hentschel (1977) beim Seestichling (*Spinachia spinachia*) als mit etwas niedrigerem Bürstensaum versehen. Die runden und ovalen Zellkerne enthalten einen deutlichen Nukleolus. Nach Anderson und Loewen (1975) fehlen bei der Forelle (*Salmo trutta*) in diesem Teil die großen vesikulären Strukturen und dichten apikalen Tubuli des ersten proximalen Abschnittes.

Der Zwischenabschnitt wird bei der Forelle (*Salmo trutta*) durch kubische Zellen gebildet, die teilweise nur eine, teilweise mehrere Zilien tragen. Mikrovilli sind nur kurz und unscheinbar. Mitochondrien sind klein und verstreut im Zytoplasma.

Im distalen Tubulus sind in dessen Anfangsteil noch Zellen mit kurzen Mikrovilli zu sehen, die aber dann immer seltener werden. Die Anzahl kleiner Vakuolen, multivesikulärer Körperchen und freier Ribosomen ist gegenüber den vorigen Abschnitten erhöht.

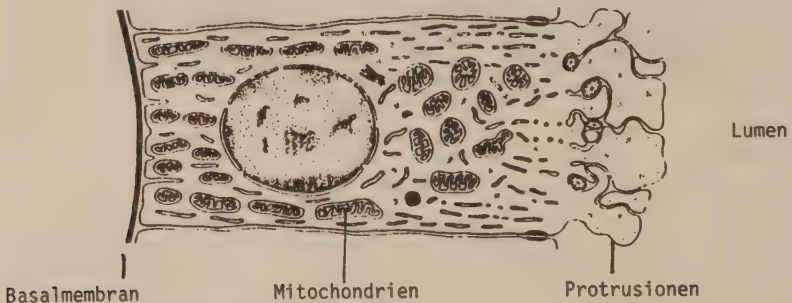


Fig. 22

Schematische Darstellung einer Epithelzelle aus dem Schaltstück (distaler Tubulus) beim Hecht (*Esox lucius*). Vom basalen Plasmalemm gehen nur wenige Einfaltungen aus, die kurze Strecken in das Zytoplasma hineinreichen. An der Oberfläche sind zahlreiche Protrusionen zu sehen. Ein Bürstensaum ist nicht ausgebildet.

(Aus Linss, 1969)

Linss (1969) nennt diesen Abschnitt beim Hecht (*Esox lucius*) "distales Schaltstück" und findet an der Oberfläche der Epithelzellen eine Vielzahl von Protrusionen, die teils mit schmaler, teils mit breiter Basis von den Zellen abgehen. Mitunter kommen Spalten vor, in denen Anschnitte von Kinozilien beobachtet werden können.

f) Renalchloride Zellen

Keys und Willmer (1932) fanden in den Kiemen verschiedener Teleosteer zahlreiche azidophile Zellen, die denen des Magenepithels von Fröschen ähnelten, welche für die Salzsäuresekretion verantwortlich sind (oxyntic cells). Sie schlugen die Bezeichnung Chloridzellen vor, da sie in diesen Zellen den Ort der Chloridionenausscheidung über die Kiemen sahen. Dies hat sich durch zahlreiche Untersuchungen, besonders die durch Foskett und Scheffey (1982) bestätigt.

Die Aktivität der $\text{Na}^+ \text{K}^+$ -ATPase in den Kiemen von Meerwasserfischen ist höher als die bei im Süßwasser lebenden Arten. Dies ist offenbar auf die vermehrte Ausscheidung von Ionen im Salzwasser zurückzuführen (Epstein, 1967). Neben Na^+ und Cl^- werden auch unterschiedliche organische Substanzen über die Chloridzellen ausgeschieden (Masoni und Garcia Romeu, 1972).

Beim Japanischen Aal beschreiben Shirai und Utida (1970) zwei Arten von Chloridzellen: schwach und stark azidophile, wobei die Anzahl der stark azidophilen nach der Verbringung des Fisches in Salzwasser erhöht war. Nach erneuter Süßwasserhälterung degenerierten die Chloridzellen und nahmen zahlenmäßig ab. Vermutlich sind also die schwach azidophilen Zellen eine funktionelle Vorstufe der eigentlichen aktiven Chloridzelle.

Auch Fischer (1984) stellte nach Anpassung von Goldorfen (*Leuciscus idus*) an eine 0,5%ige NaCl-Lösung eine Zunahme der Chloridzellen sowie der Größe als auch der Zahl fest, was auf eine erhöhte Aktivität hinzuweisen scheint.

Morphologisch sind die Zellen durch das Vorhandensein zahlreicher Mitochondrien und Glykogengranula - ein Hinweis auf stark energieverbrauchende Vorgänge - sowie vor allem durch ein intensiv ausgebildetes agranuläres endoplasmatisches Retikulum charakterisiert (Maetz und Bornancin, 1975).

Einen den Chloridzellen der Kiemenepithelien sehr ähnlichen Zelltyp beschreiben Komuro und Yamamotu (1975) bei *Parasilurus asotus* (Fam. eurasische Welse) und bezeichnen ihn deshalb als "renalchloride cell". Vorwiegend in den distalen Tubulusabschnitten und Sammelrohren finden sich die lichtmikroskopisch mit hellem Zytoplasma erscheinenden und zylindrisch bis kubisch gestalteten Zellen. In ihrer Nachbarschaft finden sich häufig Schleimzellen, die mit ihren apikalen, teilweise pilzförmig ausgebildeten Zytoplasmafortsätzen die freie Oberfläche der Chloridzellen teilweise oder ganz bedecken können. Diese selbst sind von einem außerordentlich dichten tubulären Membransystem durchzogen, welches sich vielfach aufzweigt und miteinander anastomosiert. Die sehr zahlreichen Mitochondrien vom Cristatyp stehen mit diesem tubulären Membransystem in enger Verbindung.

Möglicherweise werden Ionen aktiv über die apikalen Invaginationen und Vakuolen aus dem Tubuluslumen aufgenommen und über das intrazelluläre tubuläre Membransystem weitergeleitet.

g) Stanniuskorpuskel

Als erster hat die Korpuskel Stannius (1839) beschrieben, der sie bei mehreren Fischarten fand, darunter auch einigen Cypriniden wie Schleie und Brachsen.

Stannius hält sie zunächst noch für Nebennieren, und auch Krause (1923) bezeichnet sie noch als solche. Erst Giacomini (1910) und Baecker (1928) erkennen, daß sie innersekretorische Organe darstellen, die nicht zum Nebennierensystem gehören.

Die ontogenetische Entwicklung der Stanniuskorpuskel wurde bei einigen Teleosteen untersucht (Huot, 1897, 1898, 1902, Giacomini, 1910). Er entwickelt sich aus dem Vornierengang beim Kahlhecht (*Amia calva*), teilweise auch aus Urnierentubuli (Garrett, 1942). Genaue Untersuchungen der Entwicklungsstadien beim Zwergfadenfisch (*Colisa lalia*) zeigen, wie Zellen aus dem Urnierentubulus ausknospen und proliferieren. Nach der Trennung vom Urnierentubulus dringen Bindegewebe und Blutgefäße in den sich bildenden Korpuskel ein. Möglicherweise zeigen die Korpuskel, die aus dem Vornierengang sprossen, später eine symmetrische und segmentale Anordnung, während die von Urnierentubuli abstammenden eine mehr zufällige Verteilung haben (Krishnamurty, 1967).

Die Stanniuskorpuskel kommen nur bei Knochenfischen vor (Welsch, Storch, 1973) und stellen eine endokrine Drüse ohne Ausführungsgänge dar (Harder, 1975), wobei Lage und Gestalt spezieisabhängig sind (Hibiya, 1982). Über einen Sexualdimorphismus berichten nur Galli Gallardo et al (1977) bei *Sicyases sanguineus*. Hier fanden sich bei weiblichen Exemplaren eine größere Anzahl von Korpuskeln als bei männlichen.

Die Anzahl der Korpuskel kann auch bei Individuen der selben Art unterschiedlich sein, so schwankt sie z.B. bei der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) zwischen vier bis sechs (Hibiya, 1982).

Krishnamurty und Bern (1969) teilen die Stanniuskorpuskel nach der unterschiedlichen Anordnung des Bindegewebes im Innern des Organs in vier Gruppen ein: Typ I, der sich auch beim Goldfisch (*Carassius auratus*) findet, ist charakterisiert durch Bindegewebssepten, die die einschichtigen Drüsenzellreihen vollständig umgeben. Je nach Schnittebene ergeben sich quergetroffen runde, tubusähnliche, längsgetroffen palisadenartige Strukturen.

Bei Typ II sind die Läppchen nur unvollständig durch Bindegewebssepten getrennt und von sich aufzweigenden Kapillaren durchzogen, die so mit den meisten Parenchymzellen Kontakt haben. Abhängig von

der Schnittführung erscheint das Bindegewebe als lange Septen oder als verstreute Inseln zwischen den Parenchymzellen.

Typ III stellt sich als Abart von Typ II dar, mit der nur vereinzelter Bildung von abgetrennten Läppchen.

Typ IV findet sich z.B. bei der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) und ist durch die Bildung schmaler Läppchen gekennzeichnet, die in sich noch eine Anzahl unvollständig getrennter kleinerer Lobuli enthalten.

Lage und Feinbau der Stanniuskorpuskel beim Goldfisch (*Carassius auratus*) wird ausführlich von Ogawa (1967) beschrieben. Hier liegen sie gewöhnlich auf der dorsalen Seite des hinteren Nierenabschnittes

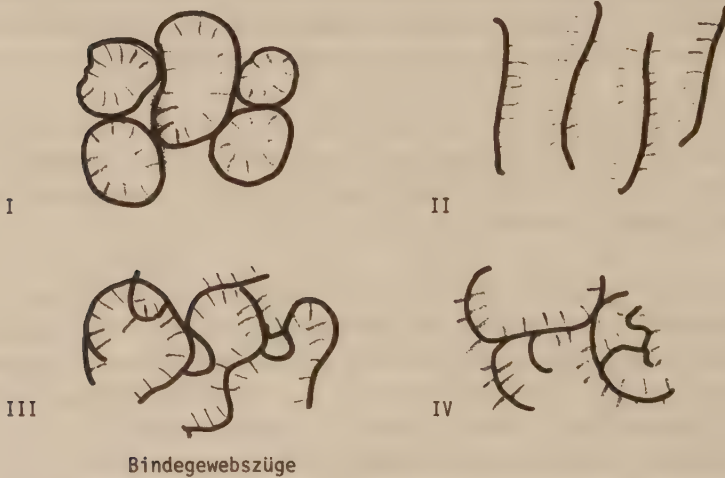


Fig. 23

Schematische Darstellung der vier Typen bei Stanniuskorpuskeln nach der Beschreibung von Krishnamurty und Bern, 1969.

paarweise zusammen. Von ovaler Form sind sie von einer fibrösen Kapsel umgeben. Das Parenchym besteht aus niedrigen zylindrischen Zellen, die zu ovalen oder länger gestreckten Gruppen angeordnet sind. Elektronenmikroskopisch sind in den Zellen zahlreiche, elektronendichte runde zytoplasmatische Granula zu erkennen, die sich im basalen Zellabschnitt finden.

Den Feinbau der fünf bis sieben Stanniuskorpuskel bei *Lepisosteus platyrhynchus* (Holostei) schildert Bhattacharyya et al (1982). Die Korpuskel haben einen Durchmesser von 50 - 400 μm und eine Länge von 300 μm bis 2 mm und sind mit der Postkardinalvene, kleineren Nierenvenen, gelegentlich auch mit den gelben Korpuskeln (adrenokortikales Gewebe) verbunden. Sie sind in hämatopoetischem Gewebe liegend von einer aus Kollagenfibrillen und Fibroblasten gebildeten Kapsel umgeben.

Auf ultrastruktureller Ebene sind zwei Zelltypen voneinander unterscheidbar: C_1 -Zellen von runder Gestalt mit zahlreichen zytoplasmatischen Granula, einem runden, zentral gelegenen Kern und rauhem endoplasmatischem Retikulum.

Die C_2 -Zellen machen nur etwa 5 - 10% der gesamten Zellpopulation aus und haben mehr ovale oder auch dreieckige Gestalt. Die Kerne sind oval oder unregelmäßig geformt. Verglichen mit den C_1 -Zellen ist die Zytoplasmamatrix weniger elektronendicht und die Zahl sekretorischer Granula weitaus geringer. Bonga W. et al (1980) halten nach Untersuchungen an *Fundulus heteroclitus* und *Carassius auratus* die C_1 -Zellen für den Produktionsort des hypocalcaemischen Faktors, während die C_2 -Zellen möglicherweise einen Stoff sezernieren, der für den Osmomineralhaushalt im Süßwasser wichtig ist.

h) Hämatopoetisches Gewebe

Da die Teleosteer keine Lymphknoten und kein Knochenmark besitzen, ist das hämatopoetische Gewebe im Stroma der Milz und im Interstitium der Niere lokalisiert (Roberts, 1978).

In der Milz werden bei den meisten Arten vorwiegend Zellen der roten Reihe gebildet. Der Darmtrakt zeigt zwischen Ringmuskelschicht und Zotten eine je nach Art verschieden starke Lymphopoese (Haider, 1968). Gleiche Beobachtungen machten Duthie (1939) und Topf (1955). Die Hauptblutbildungsstätte liegt jedoch in der Niere. Sonst bestehen zwischen der Hämopoese bei Fischen und Säugetieren keine prinzipiellen Unterschiede, da das Stroma des Bildungsgewebes auch bei Fischen durch RES-Elemente gebildet wird (Fijan, 1961).



- | | | |
|-----------|------------|-------------|
| a) Wels | b) Karpfen | c) Goldorfe |
| d) Barsch | e) Forelle | f) Schleie |

Fig. 24: Schematische Nierendarstellung einiger adulter Tiere. Die blutbildenden Regionen sind grobpunktiert. (Nach Haider, 1968)

Topf (1955) hat bei Untersuchungen am Karpfen (*Cyprinus carpio*) festgestellt, das das blutbildende Zwischengewebe ca. 68,4% des gesamten Nierengewebes im untersuchten Ausschnitt einnimmt. Nach Haider (1968), der den Karpfen (*Cyprinus carpio*), Goldorfe (*Leuciscus idus*), Flußbarsch (*Perca fluviatilis*), Regenbogenforelle (*Salmo gaidneri*) u.a. untersuchte, fällt ein Durchschnittswert von 63 bis 75% des gesamten Nierengewebes allein auf hämatopoetisches Gewebe. Hierbei sind die beiden Gewebsarten in den mittleren Nierenbereichen ohne erkenntliche Bevorzugung bestimmter Regionen verteilt.

Das retikuläre Bindegewebe, welches sich besonders durch Silberimprägnation nach Gomori darstellen läßt, stellt gewissermaßen den Rahmen für das blutbildende Gewebe dar, denn nur in diesen Gewebsbezirken finden sich sämtliche Entwicklungsstadien und Endstufen aller Blutzellen. Hier findet die Bildung der Erythrozyten, Granulozyten, Spindelzellen und teilweise auch der Lymphozyten statt. Zahlreiche Kapillaren, die sich teilweise zu Lakunen mit oder ohne endotheliale Auskleidung erweitern, ziehen durch das Bildungsgewebe. Nach Catton (1957) geht der Blutfluß von der Nierenpfortader durch das intertubuläre Gewebe und gelangt so über die peritubulären Kapillaren in die Nierenvene.

3. Gefäßsystem

Aufgrund der sehr engen anatomischen Wechselbeziehungen zwischen Nierenparenchym und Gefäßsystem empfiehlt sich eine kurze Besprechung der letzteren.

Das Kreislaufsystem der Fische hat noch nicht die Leistungsfähigkeit, wie er durch den Lungenkreislauf bei höheren Vertebraten oder schon bei den Amphibien erreicht wird.

Das lediglich aus Kammer und Atrium bestehende Herz pumpt das venöse Blut, welches ihm über den Sinus venosus zugeleitet wird, in mindestens zwei Kapillarsysteme, ehe es ihm wieder zufließt. Daraus

resultiert ein relativ träger Blutfluß und niedriger Druck bereits in herznahen Gefäßen (Romer und Parsons, 1983).

Vom Herzen aus gelangt das Blut über die Aorta ventralis zunächst in die Kiemen zur Sauerstoffanreicherung, von welchen es über die Aa. Epibranchiales und die Aortae laterales in die Aorta medialis sive dorsalis gelangt. Über sie werden alle Organe des Körpers versorgt. Von dort gelangt das Blut über die Kaudalvene bzw. über die Lebervene in den Sinus venosus und zum Herzen zurück (Reichenbach-Klinke, 1970).

Arterielle Versorgung der Niere

Die Aorta medialis dorsalis verläuft bei den meisten Fischen der Wirbelsäule dicht anliegend in der medianen. Dadurch zeigt sich von lateral betrachtet einer den Hebungen und Senkungen der Wirbelsäule entsprechender welliger Verlauf. In einigen Fällen liegt sie dabei in einer Rinne der Wirbelsäule, so bei *Esox*, *Clupea* und *Silurus*. Unter Umständen kann sie auch gänzlich von einer knorpeligen Hülle umgeben sein wie bei *Polyodon* und *Acipenser* (Grodzinsky, 1938).

Die Aortae renales sind recht verschiedenen Ursprungs und zeigen sowohl große Variationen zwischen den Arten als auch starke individuelle Unterschiede (Harder, 1975, Hentschel, 1977). Sie entspringen entweder direkt aus der Aorta oder sind meist Zweige der ventralen Segmental sive Interkostalararterien (Grodzinsky, 1938, Hickman und Trump, 1969).

Hentschel (1977) fand beim Seestichling (*Spinachia spinachia*) mehrere Arterien, die von dorsaler oder lateraler Seite in die Niere eindringen. Reichle (1959) wies beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) eine vordere und eine schwächere hintere Nierenarterie nach, die eine kurze Strecke auf der mediodorsalen Oberfläche der Niere verlaufen, bis sie sich aufzweigen.

Die Aortae renales verzweigen sich weiter in die Arteriolae afferentes, die in das Kapillarknäuel der Nierenkörperchen münden. Über die Arteriolae efferentes verläßt das Blut die Nierenkörperchen, wonach sich die ersteren in ein die Nierentubuli umgebendes Kapillarnetz aufzweigen (Hickman und Trump, 1969, Finkenstädt, 1979, Leonhard, 1981). Bei Formen mit einem Pfortadersystem der Niere umgeben die Kapillaren dieses Systems die Nierenkanälchen (Romer und Parsons, 1983).

Venen

Die Kardinalvenen (Vv. Cardinales posteriores) verlaufen bei den Fischen unterhalb der Wirbelsäule zu beiden Seiten der Aorta und vereinigen sich mit den vorderen Kardinalvenen zum Ductus cuvieri (Grodzinsky, 1938). Sie sind meist von unterschiedlicher Länge und Stärke, wobei die linke fast immer kürzer und manchmal auch nur rudimentär angelegt ist (Harder, 1975). Nur selten sind sie gleichgroß wie beim tropischen Igelfisch (Diodon) oder übertrifft die linke die rechte wie beim Stör (Acipenser) oder Nilflösselhecht (Polypterus) (Grodzinsky, 1938).

Nierenpfortadersystem

Im einfachsten Fall nehmen - wie bei den Cyclostomen - die hinteren Kardinalvenen das Blut aus der Schwanzgegend, den Nieren, Gonaden und der dorsalen Körpermuskulatur auf und leiten es direkt über den Ductus cuvieri dem Herzen zu (Romer und Parsons, 1983). Bei den Elasmobranchiern u. z.T. einigen Teleosteen hat sich jedoch ein Nierenpfortadersystem entwickelt, welches das Blut der Schwanzregion und des hinteren Rumpfbereiches erst durch ein Kapillarnetz schickt, das die Tubuli umgibt, ehe es über die Vv. card. posteriores dem Herzen zufließt (Harder, 1975, Romer und Parsons, 1983). Die Ausbildung dieses Systems ist sonst nicht an systematische Gruppen gebunden. So können nahe Verwandte sehr verschiedenartige Formen aufweisen (Harder, 1975). Bertin (1958) beschreibt insgesamt acht verschiedene Formen, die sich darin unterscheiden, in wie großer Anteil des aus der

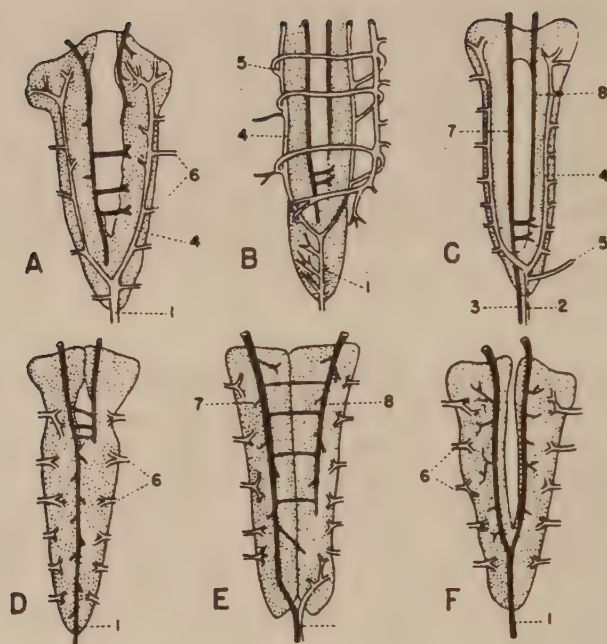


Fig. 25

Haupttypen des Nierenfortadersystems

A	Esox	B	Anguilla	C	Tinca
D	Salmo	E	Gadus	F	Cyclopterus

1. V. caudalis
2. V. caudalis ventralis
3. V. caudalis dorsalis
4. V. portae venalis
5. Verbindungsast zur Leber
6. Segmentalvenen
7. V. cardinalis posterior dextra
8. V. card. post. sinistra

(Nach Harder, 1975)

Schwanzvene und den Segmentalgefäßen kommenden Blutes sich in der Niere aufzweigt. Es handelt sich nicht um eigentliche Kapillaren. Vereinfacht lassen sie sich zu vier Gruppen zusammenfassen:

Das vollständigste Pfortadersystem liegt bei *Esox* vor. Hier wird alles aus dem Schwanz und den Körperseiten kommende Blut in dem Nierengewebe aufkapillarisiert. Außer beim Hecht findet es sich bei allen Elasmobranchiern, bei *Lepidosira*, *Protopterus* und *Barbus* (Grodzinsky, 1938, Harder, 1975). Beim *Cyprinus*- und *Anguilla*-Typ versorgt ein Teil des Schwanzvenenblutes sowohl das Leber- als auch das Nierenpfortadersystem. *Gadus* und *Tinca* leiten einen Teil des Schwanzvenenblutes unmittelbar über die hintere Kardinalvene dem Herzen zu. Bei *Salmo*, *Cyclopterus* und *Neoceratodus* speist sich das Pfortadersystem lediglich aus Segmentalgefäßen bzw. Längsgefäßstämmen (Harder, 1975).

Feinbau

Auch bei Fischen bestehen die Arterien aus drei Schichten: Tunica intima aus Endothelzellen, Tunica media als dickste Schicht aus zirkulären Muskelfasern und Tunica externa aus Bindegewebe mit Kollagenfasern. Zwischen Tunica media und Tunica externa befindet sich noch eine dünne Tunica elastica externa (Hibiya, 1982). Bei Venen ist die Dreiteilung nur schwer erkennbar (Krause, 1923), da die Media aus glatten Muskelzellen lockerer gefügt sind als bei Arterien gleichen Kalibers. Dagegen ist die Schicht kollagener und elastischer Fasern stärker ausgeprägt (Sobotta und Hammersen, 1979, Hibiya, 1982).

III. Eigene Untersuchungen

A. Material und Methodik

Als Versuchsfische dienten 50 einsömmerige Goldorfen der nach DIN 38 412-L20 vorgeschriebenen Größe in einer Länge von 5 - 9 cm (Korpulenzfaktor $K = 0,1 - 1,1$, $K = \frac{100 \times \text{Fischgewicht in g}}{(\text{Fischlänge in cm})^3}$)

Die Hälterung erfolgte in Münchner Leitungswasser nach Durchleitung über eine Entchlorungsanlage. Die Wassertemperatur lag zwischen 11 und 14° C.

1. Tötung der Fische

Die Versuchsfische wurden mit einer Lösung von 0,007% Tricain-Methan-Sulphonat mit MS 222 (Sandoz) betäubt oder mittels Durchtrennung des Rückenmarks unmittelbar hinter dem Kopf getötet.

2. Histologische Methoden

Sofort nach der Tötung der Fische wurden die Nieren im ganzen herauspräpariert oder in situ belassen und in Bouin'scher Lösung bzw. in 5%igem gepufferten Formalin fixiert. Ferner wurde die Fixierung nach Helly bzw. Zenker angewendet. Anschließend wurde in Paraplast^R eingebettet. Die 3 - 7 µm dicken Schnitte wurden auf einem Schlittenmikrotom der Firma Jung bzw. Rotationsmikrotom der Firma Jung angefertigt.

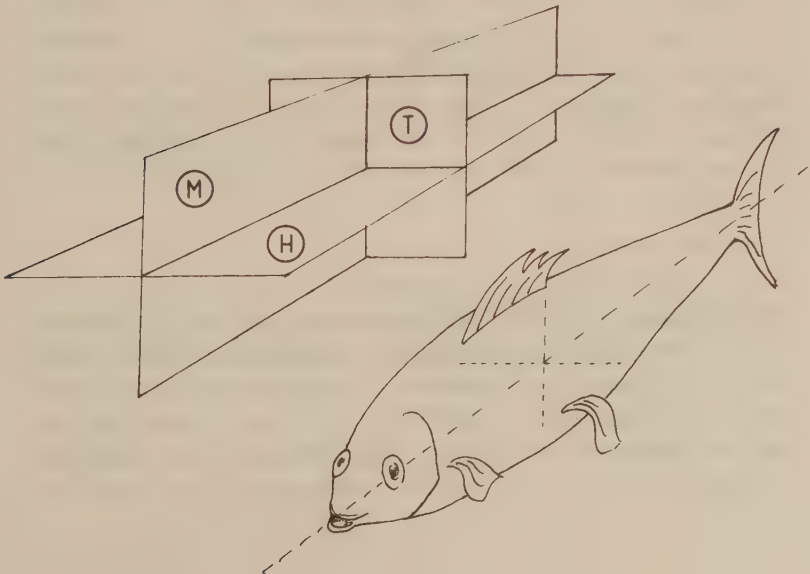
Folgende Färbungen wurden angewendet:

- Hämatoxylin-Eosin-Färbung
- Harris-Hämalaun
- Goldner-Färbung
- PAS-Reaktion nach Hotchkiss, McManus
- Azan-Bindegewebsfärbung nach Heidenhain
- Alcianblaufärbung
- Giemsa-Färbung
- Silberimprägnierung nach Gomori
- Methylenblaufärbung

Schnittebenen:

Die meisten Schnitte, insbesondere die Serienschritte, wurden parallel zu folgenden Körperebenen ausgeführt:

- M Medianebene (= Sagittalebene)
- H Horizontalebene (= Frontalebene)
- T Transversalebene



3. Elektronenmikroskopische Methoden

Unmittelbar nach der Tötung wurde mit 6,25%iger kalter Glutaraldehydlösung nach Zerschneidung des Gewebes mit Rasierklingen in Gewebsstücke bis zu 2 mm Kantenlänge 2 - 4 Stunden fixiert, anschließend in Sörensen-Phosphatpuffer mehrfach gespült und mit Osmiumtetroxid-Lösung nach Caulfield 2 Stunden nachfixiert. Daraufhin wurde in Sörensen-Saccharosepufferlösung gespült und die Gewebeproben nach Entwässerung in aufsteigender Azetonreihe in vorgetrocknete Gelatine kapseln eingebracht und mit Epon 812 nach Luft eingebettet. Nach 48-stündiger Polymerisation im Brutschrank wurden die Gelatinehüllen im Wasser entfernt. Die Blöckchen wurden auf einem Gerät der Firma Reichert-Jung (TM 60) zugetrimmt.

Semidünnschnitte wurden auf einem Porter Blum MT-1-Ultra-Mikrotom (Schnittdicke 0,5 - 1 μ m) angefertigt. Anschließend wurden die Schnitte mit Toluidinblau und Safraninlösung, PAS-Reaktion, Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt und nach Gomori silberimprägniert.

Ultradünnschnitte wurden mit einem Ultracut der Firma Reichert-Jung angefertigt, anschließend wurde nach der Methode von Reynolds mit Uranylacetat (20 - 35 Minuten) und Bleicitrat (10 - 15 Minuten) kontrastiert. Die Beurteilung der Schnitte erfolgte mit einem Elektronenmikroskop EM 109 der Firma Zeiss und einem Elektronenmikroskop Elmiskop 1a der Firma Siemens. Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden auf 6x7 Rollfilm Agfaortho gefertigt.

4. Enzymnachweis

Der Nachweis der alkalischen Phosphatase erfolgt nach der Methode von Burstone (1962). Hierzu wurde lebendfrisches Gewebe sofort nach kurzem Tauchen in Isopentan in flüssigem Stickstoff tiefgefroren, in Tissue Tek II eingebettet und bei ca. 10 μ m geschnitten. Die luftgetrockneten Präparate wurden anschließend mit Naphthol-AS-BI-Phosphat (Sigma) als Substrat und hexazotiertem Neufuchsin

als Kuppler inkubiert und zuletzt mit 6%igem Formalin nachfixiert. Die Schnitte wurden nicht gefärbt bzw. mit Methylgrün oder Hämatoxylin gegengefärbt und nach Eindecken in Glyceringelatine beurteilt.

5. Serienschnitte

Die in Paraplast^R eingebetteten Schnitte wurden bei 6 - 7 µm auf einem Rotationsmikrotom der Firma Jung an formalinfixierten herauspräparierten Nieren bzw. an in situ im ganzen Fischkörper belassenem Bouin-fixiertem und mit trichloressigsäureentkalktem Material durchgeführt.

6. Gefäßdarstellungen

Die Gefäße der Niere wurden durch Injektion über den Bulbus arteriosus mit Latex^R dargestellt.

7. Rekonstruktionsmethoden

Zur räumlichen Darstellung der Tubuli wurden Serienschnitte mit einem Abbe'schen Zeichenapparat auf Pergament gezeichnet. Anschließend wurden die Umrisse auf Styropor übertragen und maßstabgerecht zusammengefügt.

8. Messungen

Zur Durchmesserbestimmung der Nierenkörperchen wurden Bouin-fixierte Schnitte mit einem Commodore PET 3001 (Leitz) vermessen und der statistische Mittelwert aus 60 Nierenkörperchen ermittelt.

B. Makroskopische Anatomie

Zur Veranschaulichung dienen Fig. 1,2,3. Die Kopfniere (siehe S1, Fig. 2,3) der Goldorfe besteht aus zwei Hälften, die im kranialen Teil durch den Prozess spinosus des dritten Wirbels getrennt werden, wobei der rechte Flügel etwas massereicher ausgebildet ist. Die beiden Kopfnierenlappen vereinigen sich lediglich im kraniodorsalen Abschnitt und bilden hier eine schmale Gewebsbrücke. Die Hauptmasse der Kopfnierenhälften gruppiert sich jeweils um die Endabschnitte der vorderen und hinteren Kardinalvenen.

Ventral reichen sie bis zum Herzen, kaudoventral grenzen sie an die vordere Schwimmblasenwand und die Leber. Seitlich werden sie von der lateralen Körpermuskulatur begrenzt.

Der Übergang zur kranialen Rumpfniere wird durch zwei äußerst schmale Gewebstreifen gebildet, die durch die in der Medianen liegenden Aorta getrennt sind.

Die Rumpfniere liegt der dorsalen Leibeshöhlenwand an und drückt sich dorsal und lateral in die Zwischenwirbelräume hinein. Sie liegt von dorsal in ganzer Länge den zwei Schwimmblasenabteilungen auf.

Die kraniale Rumpfniere (siehe S2, Fig. 2,3) besteht aus zwei getrennten Gewebstreifen, die nach kaudal allmählich an Masse zunehmen.

Die mittlere Rumpfniere (siehe S3, Fig. 2,3) stellt den massereichsten Nierenabschnitt dar. Hier vereinigen sich die paarigen Gewebstreifen und senken sich tief nach ventral in den zwischen der vorderen und hinteren Schwimmblasenabteilung liegenden Raum.

Die kaudale Rumpfniere (siehe S4, Fig. 2,3) besteht wieder aus zwei parallelen Gewebstreifen, die nach kaudal allmählich an Masse abnehmen, um sich dann zur kurzen Schwanznieren (siehe S5, Fig. 2,3) zu vereinen. Kaudale Rumpfnieren und Schwanznieren beschreiben im Fischkörper durch ihr Anliegen an der dorsalen Leibeshöhlenbegrenzung eine halbkreisförmige Krümmung von dorsal nach kaudoventral.



Fig. 1
Blick von ventral auf die Niere (die Schwanz-
niere ist ausgestreckt dargestellt)

→ = Proc. Spinosus des dritten Wirbels

- S = vordere Schwimmblasenkammer (kurz
hinter ihrem Ansatz abgeschnitten)
- RK = Rechte Kardinalvene
- A = Dorsale Aorta (unterbrochenes Aus-
sehen durch teilweise Kontraktion
und Abdrucke der Wirbel)
- W = Wolff'sche Gänge
- H = Harnleiter



Fig. 2

Räumliche Darstellung der Niere mit den Transversalschnittebenen in den verschiedenen Nierenabschnitten.

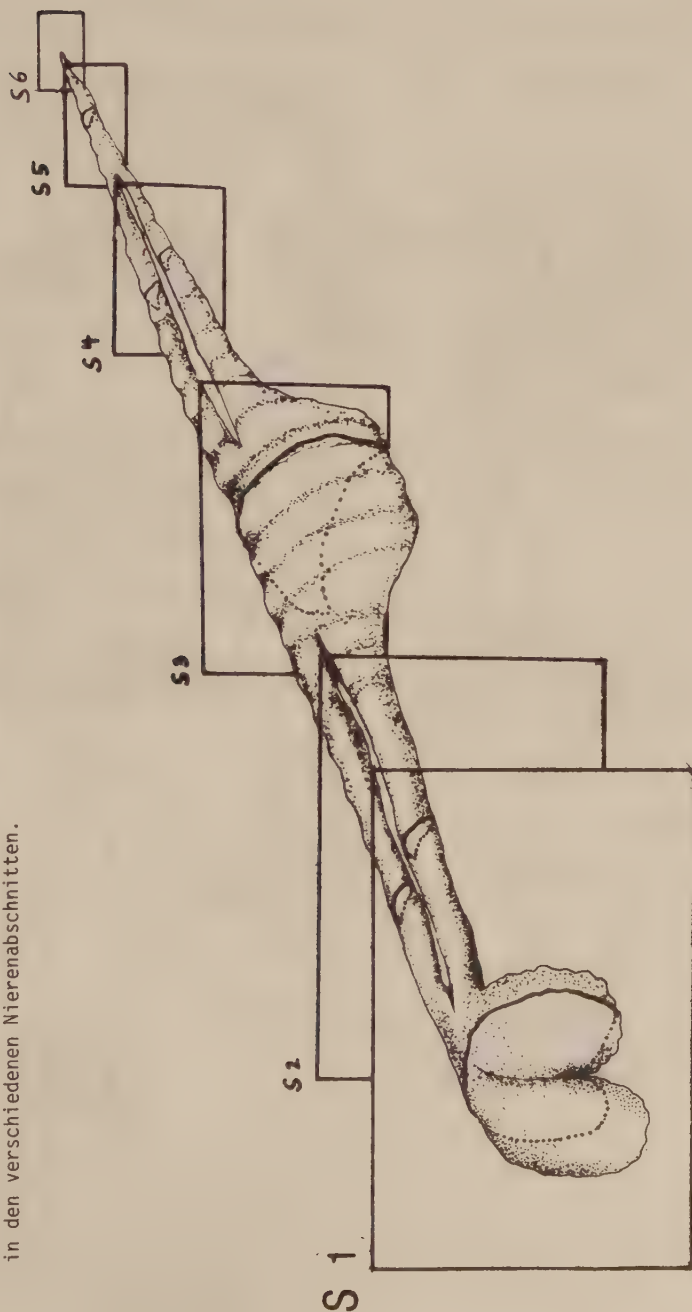
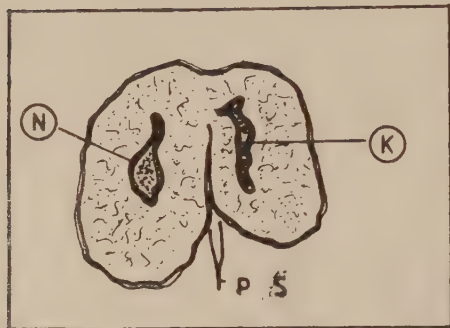


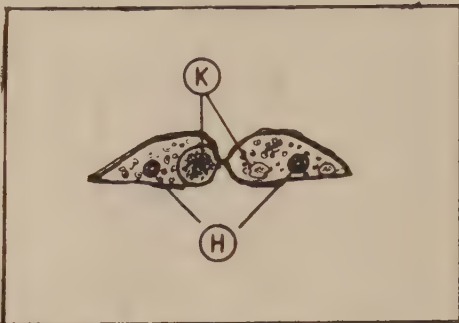
Fig. 3

Querschnitte durch die verschiedenen Nierenregionen (Ansicht von kranial)
Maßstab 10:1

S 1 KOPFNIERE



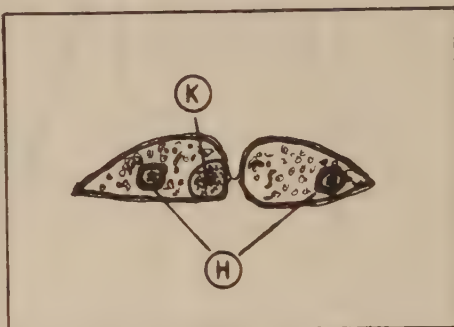
S 2 KRANIALE RUMPFNIERE



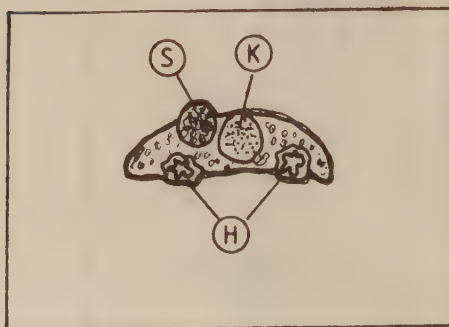
S 3 MITTLERE RUMPFNIERE



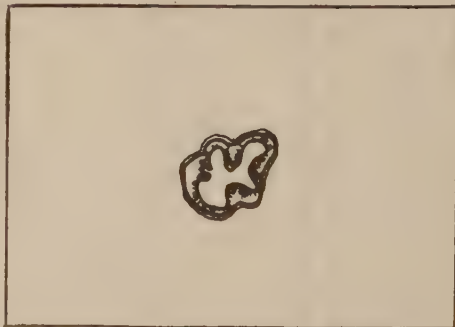
S 4 KAUDALE RUMPFNIERE



S 5 SCHWANZNIERE



S 6 HARNLEITER



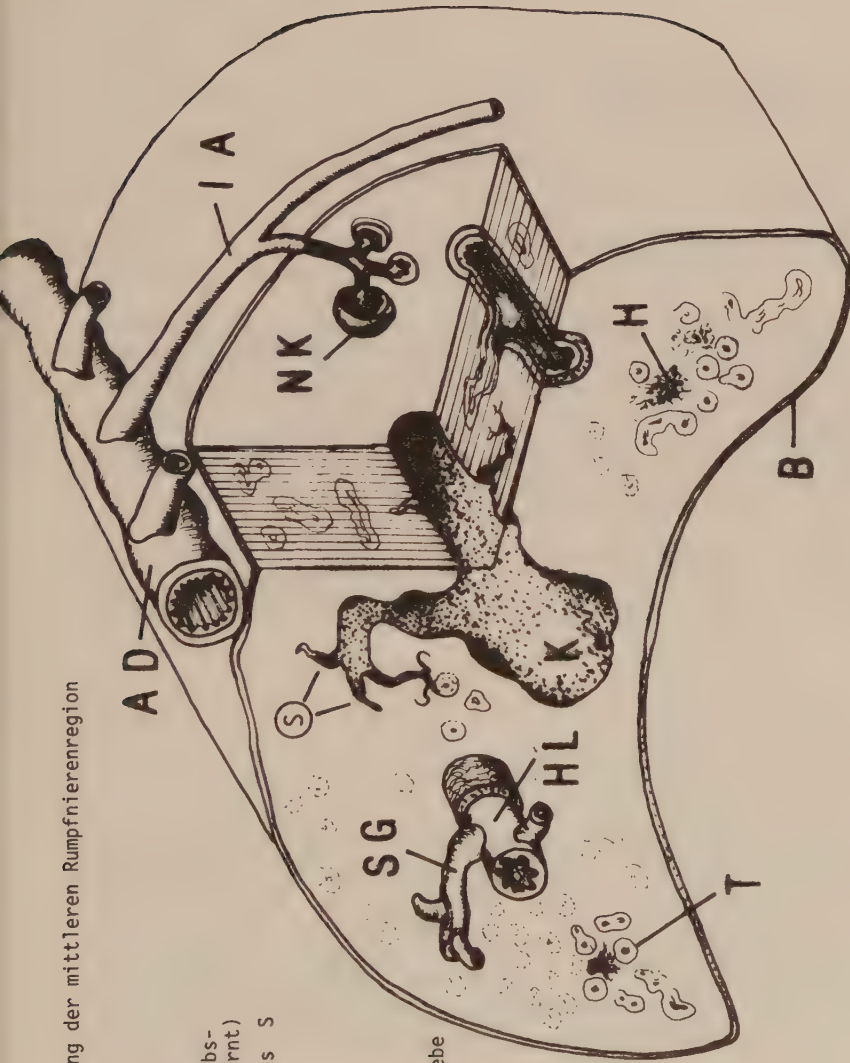
PS = Processus spinosus des
dritten Wirbels
K = Kardinalvene

H = Harnleiter
S = Stanniuskorpuskel
N = Nebennierenzellen

Fig. 4

Halbschematische Darstellung der mittleren Rumpfnierenregion

- AD = Dorsale Aorta
 IA = Interkostalararterien
 HL = Harnleiter (Bindegewebs-
 hülle teilweise entfernt)
 K = Kardinalvene mit Sinus S
 B = Bindegewebschicht
 NK = Nierenkörperchen
 SG = Sammelgang
 T = Tubuli
 H = Hämatopoetisches Gewebe
 (Intertubulär)



C. Mikroskopische Anatomie

1. Kopfnieren

a) Hämatopoetisches Gewebe

Das Kopfnierengewebe besteht überwiegend aus dichten Zellansammlungen unterschiedlicher Blutzellen verschiedener Entwicklungsstadien. Diese umfassen sowohl die erythropoetische als auch granulocytopoetische Reihe. Häufig sind Teilungsformen von Zellen zu beobachten. Zahlreiche arterielle Gefäße ziehen durch das Organ und teilen sich vielfach in kleine mit Endothelversehene Arteriolen auf.

Zellen der lymphozytären Reihe mit ihrem schmalen basophilen Zytoplasmarand liegen bevorzugt um die venösen Gefäße gruppiert, und laufen in Strängen angeordnet radial auf diese zu.

b) Nebennieren

Nachweis von Noradrenalin durch Fluoreszenz

Nach der Methode von Romeis (1968) und Eränkö (1955) wurden frische Kopfnieren in Formalin (1:4) 24 Stunden fixiert und anschließend Gefrierschnitte von ca. 20 µm Dicke hergestellt. Diese wurden in aqua dest. ausgewaschen und ungefärbt in Glycerin eingedeckt. Bei der anschließenden Beurteilung im Fluoreszenzmikroskop zeigten sich eine geringe Zahl an noradrenalinhaltigen Nebennierenzellen, die eine starke gelblich-grüne Eigenfluoreszenz aufwiesen.

Histologie

Die Nebennierenzellen liegen als gleichmäßig starker Belag ausschließlich um die venösen Gefäße der Kopfnieren. Sie bilden einen fast immer geschlossenen Ring um diese und treten massiert insbesondere in den zentralen Bereichen der Kopfnierenlappen vor allem um

die großen Kardinalvenen auf. In den mehr kaudal gelegenen Anteilen der Kopfniere im Übergangsbereich zur kranialen Rumpfniere fanden sich keine Nebennierenzellen mehr. Besonders in nach Gomori silberimprägnierten Präparaten ist lichtmikroskopisch - bei Venenquerschnitten - eine ovale Kompartimentierung des Belages erkennbar, die aus Gruppen von fünf bis zehn Zellen gebildet werden.

Bei allen angewandten Färbemethoden erscheint das Zytoplasma der Nebennierenzellen, verglichen mit dem der übrigen in der Kopfniere vorkommenden Zellen, deutlich heller. Auffällig sind weiter die sehr großen, ebenfalls bläßen Kerne, deren Nukleoli und Kernmembranen jedoch durch ihre dunkle Färbung sichtbar hervortreten. Zum Venenlumen hin ist eine deutliche endotheliale Begrenzung ausgebildet, die vereinzelt auch zwischen die Kompartimente reicht. Auf der dem Kopfnierenparenchym zugewandten Seite grenzen die Nebennierenzellen offenbar teilweise unmittelbar an das hämatopoetische Gewebe.

Bei allen angewandten Färbemethoden sind lichtmikroskopisch unterschiedlich helle und dunkle Zellen zu differenzieren, wobei die helleren Zellen häufig von den dunkleren umgeben sind (siehe Fig. 5). Vereinzelt tritt in den hellen Zellen eine größere Vakuolisierung im Zytoplasma auf. Helle und dunkle Zellen zeigen eine unterschiedlich feine Granulierung im Zytoplasma. Bei HE-Färbung (Bouinfixierung) sind die dunkleren Zellen leicht azidophil.

Die sogenannte chromaffine Reaktion nach Fixierung mit Zenker zur Identifikation der suprarenalen Zellen, bei der die adrenalinhaltenden Zellen eine gelblich-braune Farbe annehmen sollen, brachte keine eindeutigen Ergebnisse, die eine sichere Identifizierung zulassen würde.

Halbschematische Darstellung eines Nebennierenkompartiments (nach einem Semidünnschnitt)

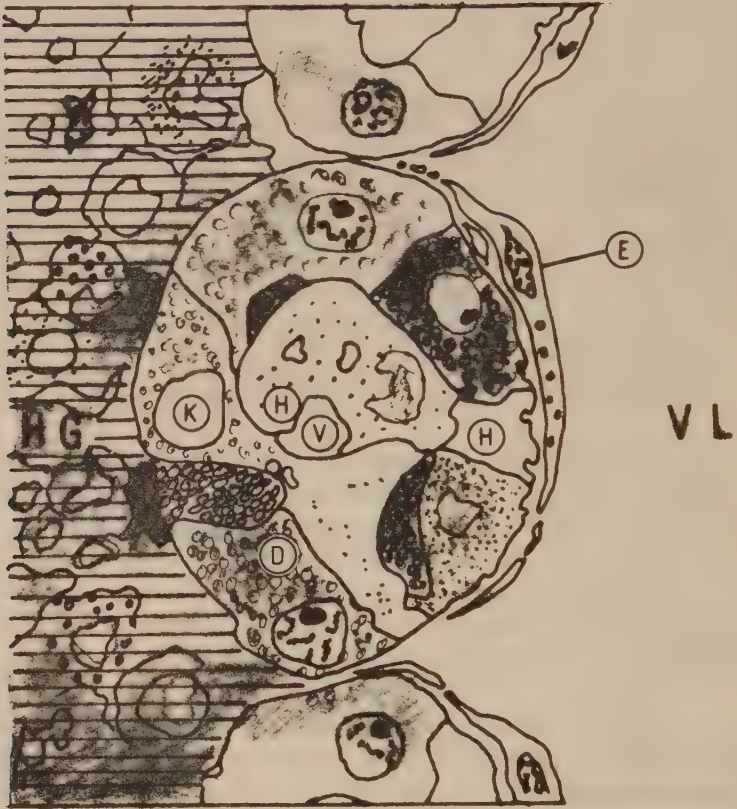


Fig. 5

HG = Hämatopoetisches Gewebe

VL = Venenlumen

V = Vakuolen

H = Helle Zelle

D = Dunkle Zelle

E = Endothelzelle mit Fortsätzen

K = Zellkern

Die lichtmikroskopisch dunkel erscheinenden Zellen sind im Elektronenmikroskop als äußerst mitochondrienreiche Zellen erkennbar (siehe Abb. 5). Mitochondrien vom tubulovesikulären Typ liegen gleichmäßig über das gesamte Zytoplasma verteilt. Unter den mitochondrienreichen Zellen sind wiederum solche verschiedener Helligkeitsgrade zu unterscheiden. Die dunkleren enthalten außerordentlich dicht gepackte Mitochondrien in großer Zahl in einer ebenfalls dunkleren zytoplasmatischen Matrix. Vereinzelt finden sich im Zytoplasma unterschiedlich große elektronendichte Vesikel. Die helleren dieser Zellen enthalten eine geringere Anzahl an Mitochondrien, ebenfalls unterschiedlich große mehr oder weniger elektronendichte Vesikel (siehe Abb. 2,5). In der zytoplasmatischen Matrix sind zahlreiche Polyribosomen zu erkennen. Die lichtmikroskopisch hellen Zellen stellen sich elektronenmikroskopisch als mit unterschiedlich großen Vakuolen relativ großflächige polygonale Zellen dar, die eine geringe Anzahl von weniger elektronendichten Vesikeln, gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt, besitzen. Mitochondrien sind in der allgemein sehr hellen zytoplasmatischen Matrix nicht erkennbar.

Ein weiterer dunkler Zelltyp enthält gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt eine Vielzahl kleiner elektronendichter Vesikel, die von einer Membran umgeben sind. Vielfach liegt der elektronendichte offenbar geschrumpfte Vesikelinhalt asymmetrisch am Rand (siehe Abb. 3,4).

Zwischen die unterschiedlichen Zellarten treten eine Vielzahl von marklosen Nervenfasern ein (siehe Abb. 4,5).

Die endotheliale Begrenzung zum Venenlumen hin enthält zahlreiche Fenestrierungen. Der subendotheliale Raum erscheint relativ groß. Die an das Endothel grenzenden Zellen weisen in diesem Bereich zahlreiche größere Einbuchtungen auf. Manchmal finden sich im subendothelialen Raum noch Zellen mit außerordentlich dunklem Zytoplasma und dunklem Kern.

2. Rumpfniere

Als funktioneller Träger der Exkretion dient in der Niere das Nephron, bestehend aus Nierenkörperchen und anschließendem Tubulussystem, das im folgenden ausführlicher abgehandelt werden soll. Da es sich bei den untersuchten Fischen um noch stark im Wachstum befindliche Tiere handelt, treten im Rumpfnierenbereich mitunter noch nicht völlig ausgebildete Tubuli und Nierenkörperchen auf.

Juvenile Strukturen

Neben "normalen" Nierenkörperchen, die am Harnpol den charakteristischen halbmondförmigen Bowman'schen Raum erkennen lassen, finden sich in allen Nierengebieten vereinzelt solche, die keinerlei Harnraum besitzen und bei denen das viszerale Blatt des Glomerulum der Bowman'schen Kapsel direkt ohne Spaltbildung an das parietale Blatt grenzt (siehe Abb. 6). Aus diesem Grund werden sie im HE, aber auch Semidünnschnitt, leicht übersehen. Die Kapillarlumina des Glomerulum sind meist mit einer dunklen homogenen plasmaartigen Masse ausgefüllt, in der oft Erythrozyten liegen.

a) Nierenkörperchen

Das Malphigikörperchen umfaßt sowohl die Bowman'sche Kapsel mit ihrem parietalen und viszeralem Blatt, als auch das im Inneren liegende Kapillarknäuel. Der in der Literatur häufig synonym verwendete Begriff Glomerulum (Diminutivum von glomus = Kapillarknäuelchen) bezeichnet streng genommen nur die Gefäßschlingen.

Die Malphigikörperchen der Goldorfe liegen meist in Gruppen zu drei oder vier beisammen, wobei eine Bevorzugung bestimmter Regionen nicht erkennbar ist. Durch die Anordnung in Gruppen sind häufig besonders bei Semidünnschnitten keine Nierenkörperchen anzutreffen. Der Durchmesser beträgt im Mittel 56,4 µm.

Parietales Blatt

Das parietale Blatt der Bowman'schen Kapsel wird von flachen, relativ zytoplasmaarmen Epithelzellen gebildet, deren Zellkerne sich in den Bowman'schen Raum vorwölben. Elektronenmikroskopisch zeigt sich, daß benachbarte Zellen fingerartig ineinander verzahnt sind und insbesondere an der am Kapselraum zugewandten Seite durch Desmosomen verbunden sind (siehe Abb. 11). Unter diesen Zellen liegt ein Geflecht von feinen Gitterfasern, die, wie in der Versilberung nach Gomori gut zu erkennen ist, das Nierenkörperchen netzartig umspannen.

Zum Harnpol hin nimmt das Epithel etwas an Höhe zu und geht ohne deutliche Begrenzung in das Halsstück des Nephrons über.

Glomerulum

Aus den Nierenarteriolen zweigt meist rechtwinklig das ca. 35 µm lange Vas afferens ab (siehe Abb. 10). Das Glomerulum besteht aus einer einzigen, mehrfach gewundenen Kapillarschlinge, die sich nicht aufzweigt oder untereinander anastomosiert. Im histologischen Schnitt sind meist sechs bis zehn Kapillarlumina, in denen häufig Erythrozyten anzutreffen sind, erkennbar. Das Endothel färbt sich in Semidünnschnitten bei Toluidinblaufärbung dunkel und läßt bereits lichtmikroskopisch Fenestrierungen erkennen. Die Kerne ragen mitunter beträchtlich in das Lumen hinein. Bei Flachschnitte durch die Kapillaren wird elektronenoptisch die Siebplattenstruktur der Endothelzellenausläufer deutlich (siehe Abb. 9). Das viszerale Epithel der Bowman'schen Kapsel wird von rundlichen Podozyten mit häufig vielfach gelappten Kernen und den primären und sekundären Fußfortsätzen, die der Basalmembran aufsitzen, gebildet. Schlitzdiaphragmen konnten nur vereinzelt, weit distal der Basalmembran, der Glomerulumkapillaren, also weit außen an den Fußfortsätzen der Podozyten, beobachtet werden.

Mesangiumzellen finden sich vereinzelt nur in der unmittelbaren peripolaren Region des Glomerulum in den zwischen den Kapillaren liegenden Gebieten. Die polygonalen Zellkerne liegen in relativ hellem

Zytoplasma mit nur schwach ausgebildeten Ausläufern (siehe Abb. 13).

Das Vas efferens mündet in die zahlreichen, die Nierentubuli umgebenden größeren und kleineren Sinus (siehe Abb. 10).

b) Juxtaglomeruläre Zellen

Die juxtaglomerulären Zellen der Goldorfe liegen in den afferenten Arteriolen, meist unmittelbar vor Eintritt dieser in die Bowman'sche Kapsel (siehe Abb. 7, 14). Lichtmikroskopisch ließen sie sich aufgrund der geringen Größe der sekretorischen Granula nach Anwendung der PAS-Färbung und Versilberung nach Gomori nicht zweifelsfrei nachweisen. Die Zellen liegen in ovaler Gruppierung einschichtig unter den Endothelialzellen des Vas afferens. Die Zellkerne sind rundlich oder unregelmäßig geformt. Die sekretorischen Granula sind gleichmäßig über der Zytoplasma verteilt, von unterschiedlicher, meist mittlerer Elektronendichte (siehe Abb. 12). Ihre Größe liegt bei ca. 0,4 μm , wobei die elektronendichten Granula häufig von einer dunklen Membran umgeben sind, während die helleren eine solche nicht erkennen lassen. Der Inhalt ist fein granuliert. Im Zytoplasma finden sich gleichmäßig verteilt zahlreiche Ribosomen und feine Filamente.

c) Tubulusabschnitte

Halsabschnitt

Das parietale Epithel der Bowman'schen Kapsel geht relativ abrupt in den Halsabschnitt über, wobei die in Nachbarschaft liegenden Tubulus- und Bowmanepithelzellen fingerartig miteinander verzahnt sind. Sowohl der Außen- als auch der Innendurchmesser sind außerordentlich klein (ca. 10 μm Außendurchmesser), wodurch sich dieser Abschnitt auf normalen HE-Schnitten häufig nicht nachweisen läßt! Gleich nach Abgang aus der Bowman'schen Kapsel ist meist eine deutliche Einschnürung zu erkennen. Im Anschluß daran nimmt der Tubulus rasch an Durchmesser zu. Im Semi- bzw. Ultradünnschnitt fällt auf, daß der Tubulus hier im Querschnitt polyedrisch und nicht wie sonst

rund erscheint. Elektronenmikroskopisch beinhalten die relativ kleinen niedrig kubischen und sehr unregelmäßig geformten Zellen große unregelmäßig gebildete Kerne (dies erklärt auch die stark basophile Reaktion des Halsabschnittes im HE-Schnitt) und in hellem Zytoplasma neben einigen Mitochondrien zahlreiche auffällig große Lysosomen (siehe Abb. 17).

Die Zellen tragen Kinozilien, jedoch keinen Bürstensaum. Neben Zellen mit Zilien sind im Semidünnschnitt solche mit apikal wabiger Struktur zu erkennen, die in diesem Bereich basophil und PAS-positiv reagieren (siehe Abb. 15).

Das Epithel nimmt im weiteren Verlauf rasch an Höhe zu und leitet zum proximalen Tubulusabschnitt über.

Proximaler Abschnitt

Die Tubulusepithelzellen sind hier hochprismatisch und von außerordentlich regelmäßigem Aufbau: in der Aufsicht (vom Lumen aus gesehen) ist ihr sechseckiger Grundriß deutlich erkennbar (siehe Abb. 25).

Lichtmikroskopisch ist ein Lumen häufig nur schwer zu erkennen oder nur sehr klein, da besonders bei Normal- (Formalin, Bouin) fixierten Präparaten, bei denen sich Tubuli häufig von der Basalmembran ablösen und "zum Lumen hin" schrumpfen, ein hoher Bürstensaum ausgebildet ist und im Lumen zahlreiche quergeschnittene Kinozilien liegen. Die Kerne sind rundlich bis oval und liegen deutlich basal. Sie stellen sich etwas dunkler dar verglichen mit den Kernen der übrigen Tubulusabschnitte und haben ein deutliches Chromatingerüst. Häufig sind Nukleoli gut zu erkennen. Supranukleär sind zahlreiche größere und kleinere Vakuolen. Im Querschnitt sind die apikalen Zellgrenzen konkav ausgebildet. An den lumenseitigen Zellabschnitten sind deutliche Haftkomplexe zwischen benachbarten Zellen ausgebildet, die sich im Semidünnschnitt als kräftig dunkle Streifen darstellen. Durch das Vorhandensein eines Bürstensaums reagiert dieser Tubu-

lusabschnitt im apikalen Bereich PAS-positiv.

Elektronenmikroskopisch ist die apikale Zellzone durch eine Vielzahl dichtgepackter langer Mikrovilli an der lumenseitigen Zelloberfläche charakterisiert. Darunter liegt eine Zone mit zahlreichen kleinen Vesikeln und mikropinozytotischen Bläschen, gefolgt von einer supranukleären Zone mit einigen teilweise sehr großen Vakuolen. Mehr in Kernnähe befinden sich zahlreiche unterschiedlich große und unterschiedlich elektronendichte von einer dichten Membran umgebene runde Vesikel (siehe Abb. 23).

Haftkomplexe sind vor allem sehr weit lumennah ausgebildet. Drei bis vier Desmosomen verbinden meist auf jeder der sechs Zellseiten benachbarte Zellen miteinander, wobei feine Filamente auf gleicher Höhe parallel zu den Zellwänden ziehen (siehe Abb. 25). Mitochondrien vom Cristatyp sind vor allem basal oder auch in Kernnähe zu finden, selten ganz apikal. Basal weisen die Zellen eine Vielzahl von annähernd parallel zu den lateralen Zellgrenzen verlaufende Einfaltungen der Basallamina der Epithelzellen auf, zwischen denen intrazellulär überwiegend langgestreckte Mitochondrien liegen.

Die Einfaltungen besitzen eine elektronendichte Membran und haben nicht alle Kontakt mit der Basalmembran, reichen jedoch mitunter bis zur supranukleären Zone. An Querschnitten wird deutlich, daß die Mitochondrien häufig parallel zu ihrer Längsachse von diesem basalen Labyrinth ringförmig umgeben sind (siehe Abb. 24, 28).

Neben den Hauptzellen tritt eine weitere Zellart häufig auf: Diese "Zwischenzellen" (siehe Abb. 22, 23) haben immer schmale Kerne, die nie basal, sondern meistens im oberen Zelldrittel liegen. Sie fallen durch ihren Chromatinreichtum im Semidünnschnitt deutlich auf. Die Zellen sind relativ plasmaarm, häufig umgibt nur ein dünner ebenfalls sehr dunkler Plasmasaum die Kerne.

Elektronenmikroskopisch sind die Kerne dieser Zellen von einer sehr elektronendichten Membran umgeben, das Chromatin ist ebenfalls mehr zum Rand hin konzentriert. Sie sind oft vielfach gelappt und zeigen fingerartige Ausstülpungen. Das Zytoplasma zeigt zahlreiche vesikuläre Strukturen ohne Inhalt, die von einer Membran umgeben sind. Vereinzelt kommen relativ kleine Mitochondrien mit heller Matrix vor. Daneben finden sich einige Tubuli im Zytoplasma. Die Zellen haben, wenn auch nur über sehr schmale Fortsätze, Kontakt mit der Basalmembran. Zum Lumen ist nur eine sehr schmale Verbindungsstelle ausgebildet. Zu den Nachbarzellen sind apikal Haftkomplexe (Zonula occludens, adhaerens) zu sehen.

Zwischenabschnitt (siehe Abb. 19)

Dieser Abschnitt ist nur sehr vereinzelt in mikroskopischen Präparaten zu finden. Lichtmikroskopisch ist dies der einzige Tubulusabschnitt, neben den aber im Durchmesser erheblich größeren Sammelgängen, der ein deutliches Lumen erkennen läßt. Dies ist durch den fehlenden Bürstensaum erklärbar. Die Zellen sind nicht mehr hochprismatisch, sondern beinahe kubisch. Die runden Zellen liegen zentral. Lumenseitig gehen einzelne relativ kurze Mikrovilli von der apikalen Zellregion aus. Ihre Ansatzfläche stellt sich deutlich (bei Toluidinblau- und HE-Färbung) dunkel dar. Im Lumen sind keine Kinozilien erkennbar. Basal ist auch lichtmikroskopisch eine Streifung zu erkennen. "Zwischenzellen" treten nur ganz vereinzelt in diesem Abschnitt auf.

Distaler Tubulus (Abb. 26)

Die Zellen in diesem Abschnitt zeichnen sich durch ein relativ helles Zytoplasma aus. Besonders die apikalen Zellanteile erscheinen sehr hell und können daher leicht das Vorhandensein eines Bürstensaums vortäuschen. Die Zellapizes sind zudem meist gleichmäßig konvex in das Lumen vorgewölbt, mitunter aber auch unregelmäßig konturiert. Die Kerne liegen überwiegend zentral und sind, verglichen mit denen

des proximalen Tubulus, allgemein etwas heller. Dunkle "Zwischenzellen" sind nur selten anzutreffen. Im Zytoplasma liegen gleichmäßig über alle Zellregionen verteilt halbkreisförmige und kreisförmige kleine dunkle "Granula", die mitunter eine zentrale Höhlung zeigen.

Vereinzelt kommt ein prinzipiell gleicher Zelltyp vor mit etwas dunklerem Zytoplasma und dunkeren "Granula". Eine basale Streifung ist bei den distalen Tubuluszellen allgemein nur selten erkennbar.

Im Elektronenmikroskop erweisen sich die "Granula" als sehr große Mitochondrien, die gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt sind. Die Cristae mitochondrialis sind sehr dicht gepackt. Außerdem sind zahlreiche Granula intramitochondrial vorhanden. Das Zytoplasma ist sehr hell und zeigt außer einem ausgeprägten Tubulussystem keine Strukturen. Dieses System von kleinen Tubuli erstreckt sich offenbar dreidimensional gleichmäßig durch das ganze Zytoplasma, orientiert sich dabei jedoch überwiegend an der Längsachse der Zelle.

Die apikale Zellzone bleibt frei von Mitochondrien (und erscheint lichtmikroskopisch dadurch heller).

d) Sammelgänge (siehe Abb. 21)

Das Epithel der distalen Tubuli nimmt allmählich an Höhe zu und erhält kurz vor Einmündung in den Sammelgang eine bindegewebige Umhüllung. Außerdem treten in diesem Abschnitt die Zwischenzellen mit schmalen dunklen Kernen und schmalen Zytoplasmasaum, wieder häufiger auf.

Die Sammelgänge sind, wie auch die Harnleiter (Wolff'sche Gänge) durch ihre deutliche Bindegewebsumhüllung, die sich bei Goldnerfärbung grün und Azanfärbung blau darstellt, gut erkennbar. Die Sammelgänge verlaufen meist gestreckt und häufig parallel zur Horizontalebene, um dann annähernd rechtwinklig, häufig noch unter Ausbildung

einer kleinen S-förmigen Biegung kurz vor der Mündungsstelle, in die Harnleiter zu münden. Das Epithel ist noch hochprismatischer als das der distalen Tubuli, die Zellen unterscheiden sich sonst jedoch nicht in ihrer Struktur von denen der letzteren.

Becherzellen, die PAS-positiv reagieren, stellen sich bei HE-Färbung vakuolisiert und oval dar. Im Semidünnschnitt haben sie eine wabige Innenstruktur und helles Zytoplasma, sitzen in der Mitte des Epithels wobei ihre schmalen dunklen Kerne auf der der Basalmembran zugewandten Seite liegen. Sie konzentrieren sich insbesondere auf die Abschnitte kurz vor Mündung in die Harnleiter. Dunkle schmalkernige Zellen liegen in großer Zahl in regelmäßigen Abständen zwischen den Hauptzellen.

e) Harnleiter (Wolff'scher Gang)

Die Harnleiter sind paarig angelegt und beginnen im kranialen Teil der Rumpfniere, wo ihr Durchmesser kaum größer ist als der eines distalen Tubulus. Sie verlaufen geradlinig durch das ganze Nierenparenchym, nähern sich allmählich im Bereich der kaudalen Rumpfniere der Ventralfläche der Niere und treten in der Schwanznierengegend an die Oberfläche, an der sie bis zu ihrer Vereinigung zum eigentlichen Harnleiter, der an die Körperoberfläche führt, im kaudalen Nierenende liegen (siehe Fig. 1). Der Durchmesser der beiden Harnleiter nimmt notwendigerweise aufgrund der zunehmenden Zahl der in sie mündenden Nephronen in kraniokaudaler Richtung zu.

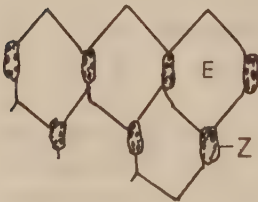
Das Epithel ist noch hochprismatischer als das der Sammelgänge, besteht aber aus den gleichen Zellen wie diese. Die Anzahl der Becherzellen ist noch größer als in den Sammelgängen. In kraniokaudaler Richtung nimmt das Epithel mehr und mehr an der lumenseitigen Oberfläche eine wellige Oberflächenstruktur an, die vielfache Einfaltungen und Ausbuchtungen aufweist.

Vereinzelte Epithelzellen zeichnen sich durch ein basal sehr helles Zytoplasma aus. Im Elektronenmikroskop erscheint das Zytoplasma hier wasserhell und strukturlos und enthält an diesen Stellen keine Mitochondrien. Lediglich vereinzelte kleine längs- und quergeschnittene Tubuli treten auf.

Allgemein sitzen die meisten Epithelzellen offenbar nicht glatt der Basalmembran auf, sondern bilden größere und kleinere Ausbuchtungen (siehe Abb. 27).

f) Zwischenzellen

Die plasmaarmen "Zwischenzellen" mit ihren dunklen chromatinreichen schmalen Kernen treten in allen Tubulusteilen auf, wobei sie in den distalen Tubulusabschnitten kurz vor Mündung in die Sammelgänge und in den letzteren besonders augenfällig sind, wohl weil das Epithel hier besonders hoch ist und die Zellkerne der anderen Epithelzellen basal liegen. In allen Tubulusabschnitten fällt dabei ihre relativ regelmäßige Verteilung zwischen den normalen Epithelzellen auf. So lassen sich an Querschnitten der Epithelzellen (= Längsschnitt durch den Tubulus) im Sammelgang die symetrische Verteilung der Kerne dieser Zellen zwischen den Seiten der normalen Epithelzellen beobachten:



Schematischer Querschnitt
durch die Epithelzellen = E

Z = Zwischenzellen (deren
Kerne)

Fig. 6

g) Basallabyrinth

Lichtmikroskopisch sind die basalen Einfaltungen selbst nicht erkennbar. Zu sehen sind aber die Mitochondrien, die in diesen Bereichen senkrecht zur Basalmembran stehen und dadurch lichtoptisch den Eindruck einer "basalen Streifung" vermitteln.

Ein Labyrinth läßt sich vor allem in den proximalen Abschnitten des Nephrons (siehe Abb. 24) nachweisen, tritt dort aber auch nicht an allen Epithelzellen gleich deutlich auf. Ausgeprägt findet es sich ferner an den Zellen des Zwischenabschnittes, wo lichtmikroskopisch bei der PAS-Färbung im Semidünnschnitt eine deutliche Streifung festzustellen war.

Im distalen Tubulus sind basale Einfaltungen seltener, können sich aber auch hier an einzelnen Zellen besonders klar darstellen (s. Abb. 30).

h) Zilien (Abb. 16)

Zilien kommen außer im Halsabschnitt vor allem im proximalen Tubulus vor, lassen sich aber auch noch vereinzelt im distalen Abschnitt nachweisen. Eindeutig identifizierbar sind sie nur im Semidünnschnitt (und elektronenmikroskopisch) und zeigen hier eine hohe Affinität zu Toluidinblau. Dabei sitzen sie auf normalen, büstensaumtragenden Zellen. Es ließ sich feststellen, daß sie eine beträchtliche Länge aufweisen können, die in der Regel der doppelten Höhe der Epithelzellen entspricht. Auffällig ist, daß dabei offenbar kurze Abschnitte auch im proximalen Tubulus frei von Zilien sein können. Ultrastrukturell erhellen die Zilien den über das ganze Tierreich einheitlichen Grundbauplan (9+2-Muster) von neun peripheren Doppeltubuli und einem zentralen Tubuluspaar. Ihre Ansatzstellen, die Basalkörperchen, sind auch schon lichtmikroskopisch kurz unter der apikalen Zelloberfläche zu erkennen.

i) Intertubuläres hämatopoetisches Gewebe

Das intertubuläre hämatopoetische Gewebe verteilt sich gleichmäßig, unter Bildung kleiner Felder, auf alle Nierenbezirke und mischt sich dabei unter die Tubuli, ohne besondere Schwerpunkte zu bilden. Dabei dürfte sein Flächenanteil zwischen 50 und 60% des gesamten Nierengewebes ausmachen.

Die von Endothelzellen begrenzten Gefäßräume, die die Tubuli umgeben, in denen letztere manchmal "schwimmen" (siehe Abb. 19, 20), haben über kleine Lakunen Kontakt zu den Inseln blutbildenden Gewebes, in denen die Blutzellen dicht gedrängt liegen. In der Silberimprägnierung nach Gomori läßt sich ein relativ grobmaschiges Bindegewebsfasernetz gut darstellen, das die Gewebsinseln gleichmäßig durchzieht.

j) Stanniuskorpuskel

Bei der Goldorfe finden sich meist zwei Stanniuskorpuskel von ca. 250 - 300 µm Durchmesser (Transversaldurchmesser). Sie liegen im mittleren Schwanznierenbereich und grenzen mit ihrer Bindegewebskapsel teilweise unmittelbar an die Kardinalvene, wobei sie entweder kurz hintereinander oder links- und rechtsseitig auf gleicher Höhe von kaudodorsal in das Nierenparenchym eingesenkt sind. Im Transversalschnitt erscheint der Durchmesser meist rund, im Horizontalschnitt dagegen oval. Bei HE-Färbung zeigt sich das Zytoplasma bei wabiger Struktur stark eosinophil.

Nach Anwendung von Formalin bzw. Bouin als Fixierungsmittel erscheinen im Querschnitt kreisrunde bzw. lange ovale Strukturen mit einem "Lumen", die damit Nierentubuli sehr ähnlich sehen. Zwischen diesen "Tubuli" klaffen, besonders zentral, große Hohlräume. Im Semidünnschnitt erkennt man, daß dieses Erscheinungsbild offenbar präparatorisch bedingt ist, denn hier durchziehen Kapillaren abschnittsweise das Organ (siehe Fig. 7). Die Pseudolumina, die im HE-Präparat durch Gewebsschrumpfungen der Zellen entstehen und im Zentrum eines von Kapillaren umgebenen Zellgebietes liegen, sind deshalb wohl als reine Artefakte zu betrachten. Die äußere Kapsel wird durch eine breite Schicht Bindegewebe gebildet.

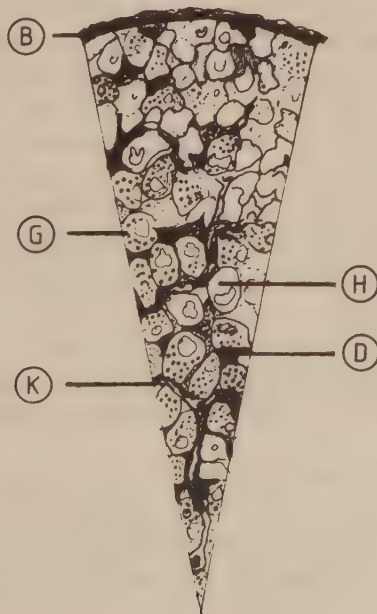
Lichtmikroskopisch sind folgende Zellen unterscheidbar (Reihenfolge nach Häufigkeit des Vorkommens):

1. Relativ helle und große Zellen von meist rundlicher Gestalt mit zahlreichen großen Granula im Zytoplasma. Sie machen die überwiegende Mehrheit der im Stanniuskorpuskel vorkommenden Zellarten aus.
2. Zellen mit einheitlich dunklem Zytoplasma und Granula unterschiedlicher Größe.
3. Zellen mit sehr dunklem Zytoplasma und zahlreichen Granula, die von einem hellen Saum umgeben sind.
4. Helle Zellen mit nur ganz vereinzelt Granula oder ganz ohne solche im Zytoplasma.

Fig. 7

Sektor aus dem Stanniuskorpuskel nach einem Semidünnschnitt

B = Bindegewebshülle
G = Helle Zelle mit Granula
K = Kapillare
H = Helle Zelle
D = Dunkle Zelle



Die Granula reagieren deutlich PAS-positiv, ebenso lassen sich die dunklen Zellen gut mit PAS färben. Die Zellkerne, vor allem bei den dunklen Zellen, lassen sich nur schwer vom Zytoplasma abgrenzen. Allgemein scheinen die dunklen Zellen seltener direkt an die Kapillare zu grenzen, sondern liegen häufig zwischen dem ersten rundlichen Zelltyp und sind daher oft von eckiger bizarrer Gestalt.

1. Elektronenmikroskopisch beinhalten die hellen Zellen (siehe Abb. 32, 34) ein ausgeprägtes rauhes endoplasmatisches Retikulum, das häufig das ganze Zytoplasma ausfüllt. Daneben eine Vielzahl von unterschiedlich elektronendichten Vesikeln mit leicht granuliertem Inhalt, die von einer Membran umgeben sind, die die Vesikel jedoch nicht immer geschlossen umgeben, sodaß diese häufig am Rand sternförmig auslaufen. Außerdem finden sich besonders in Kernnähe einzelne Mitochondrien vom Cristatyp.

2. Die dunklen Zellen sind häufig bizarr geformt und bilden sternförmige Ausläufer in die Nachbarzellen hinein. Die Kerne sind nur schwer gegen die sehr dunkle zytoplasmatische Matrix abzugrenzen, in der das rauhe endoplasmatische Retikulum ebenfalls ausgeprägt ist. Die Granula unterscheiden sich in Gestalt und Beschaffenheit nicht von den in 1. beschriebenen (siehe Abb. 38).

3. In sehr dunklem, fast strukturlos aussehendem Zytoplasma sind die Vesikel gleicher Elektronendichte nur zu erkennen, da ihr Inhalt geschrumpft ist und daher von einem hellen Rand umgeben ist (siehe Abb. 37).

4. Das Zytoplasma dieser Zellen unterscheidet sich nicht von dem der unter 1. beschriebenen Zelle (siehe Abb. 35).

Struktur der Kapillaren

Die unter 1. beschriebenen Zellen grenzen häufig breit an die Kapillaren, während die dunkleren Zellen nur sehr lange und schmale Ausläufer zu letzteren entsenden. Der Vorgang der Exozytose läßt sich

häufig beobachten. Der Inhalt der Kapillarräume besteht aus einer dunklen, relativ elektronendichten plasmaartigen Masse. Unter dem fenestrierten Endothel liegen Bindegewebszellen mit Kollagenfibrillen.

k) Gefäße

Die Darstellung der arteriellen Gefäße in der Niere wurde durch Injektion von Latex^R via Bulbus arteriosus versucht. Dabei ließen sich bedingt durch die geringe Größe der Fische lediglich die Aorta und die aus ihr im mittleren Rumpfnierengebiet abzweigenden zwei Nierenarterien darstellen. Aus der Vielzahl der durchgeführten Serienschnitte läßt sich aber ein guter Eindruck der arteriellen und besonders venösen Gefäße gewinnen.

Arterien

Die Aorta dorsalis verläuft im ganzen Nierenbereich in der Medianen von ventral der Wirbelsäule anliegend und liegt dabei in der Kopfnierenregion noch leicht dorsal, ab dem kranialen Rumpfnierenbereich aber dann immer zwischen den zwei ventrolateralen Wirbelfortsätzen eingebettet, liegt also, da die Nierenstränge sich in die Zwischenwirbelräume einschmiegen, auf gleicher Höhe zwischen diesen. Im mittleren Rumpfnierenabschnitt senkt sie sich von dorsal in das Nierengewebe ein, um erst im kaudalen Schwanznierenbereich, in dem die Niere eine Krümmung nach kaudodorsal macht, nicht mehr mit dem Nierengewebe verbunden zu sein. Die arterielle Versorgung der Niere erfolgt über die zwei aus der Aorta nach ventrolateral abzweigenden Nierenarterien, sowie durch zahlreiche Seitenäste der Interkostalararterien über die ganze Länge der Niere.

Histologisch sind die Arterien in Azan- bzw. Goldner-Präparaten durch ihre viel stärker ausgeprägte Media gut von den Venen abzugrenzen. Außerdem zeichnen sich die Venen in histologischen Präparaten durch starke Blutfülle aus, während besonders die Aorta (durch Kontraktion)

in Teilen ganz blutleer erscheint. Dies läßt sich bereits makroskopisch gut erkennen, sodaß die Aorta von ventral betrachtet ein streifenförmiges Aussehen bekommt (siehe Fig. 1).

Die Venen, insbesondere die Kardinalvene, nehmen in allen Nierenbereichen auf Querschnitten einen sehr großen Raum ein (siehe Fig. 3, 4) und zeichnen sich durch ihre außerordentliche Dünnwandigkeit aus.

Die Schwanzvene tritt von dorsal in die kaudale Schwanzniere ein und liegt dann medial vollkommen ins Nierenparenchym eingebettet. Im Übergangsbereich Schwanzniere - kaudale Rumpfnieren - wendet sie sich auf die rechte Nierenhälfte, wird damit zur rechten hinteren Kardinalvene und verläuft dann an deren medialen Rand, um sich dann im mittleren Rumpfnierenteil nach medial zu wenden (siehe Fig. 1). Von der Kardinalvene werden besonders in diesem Nierenteil zahlreiche größere venöse Sinus aufgenommen, die sich immer kleiner werdend vielfach verzweigen (siehe Fig. 4).

Im kranialen Rumpfnierenabschnitt verläuft sie dann, allmählich an Masse zunehmend, wieder am medialen Rand des rechtsliegenden Nierenstranges, um dann in die Kopfnieren einzudringen. Im kranialen Rumpfnierenteil finden sich noch im linksseitigen Nierenstrang eine oder zwei schwächere linke "Kardinalvenen", die ebenfalls in die Kopfnieren eindringen und dort allmählich an Volumen zunehmen. Im zentralen Kopfnierenbereich vereinigen sich die von kranial und kaudal kommenden venösen Gefäße und bilden dabei große Gefäßbräume, die nach ventral zum Herzen ziehen.

1) Nachweis der alkalischen Phosphatase (siehe Abb. 39, 40)

Die alkalische Phosphatase wurde nach der Methode von Burstone (1962) an frischen Kryostatschnitten mit Naphtol ASBI-Phosphat (Sigma) als Substrat und hexazotiertem Neufuchsin als Kuppler durchgeführt. Als Kontrolle wurde ein Objektträger ohne Substrat (ASBI-Phosphat) inku-

biert. Die Nierenkörperchen reagierten eindeutig negativ, während bereits im Halsabschnitt des Nephrons schwächere und besonders aber in den anschließenden proximalen Tubulusabschnitten sehr starke Enzymaktivitäten nachzuweisen waren. In diesen Abschnitten mit Bürstensaum ist eine intensive Rotfärbung, in Abschnitten mit hohem Bürstensaum Dunkelrot- bis Schwarzfärbung besonders in den supranukleären lumenseitigen Abschnitten festzustellen. Die Basalmembranen, die basalen Zellabschnitte und die Kerne bleiben farblos. Die im Durchmesser häufig größeren Tubulusabschnitte im distalen Nephron lassen keinen Bürstensaum erkennen und reagieren eindeutig phosphatase-negativ. Ebenso zeigen die Sammelgänge und der Harnleiter, sowie deren bindegewebige Umhüllung keinerlei Farbreaktionen.

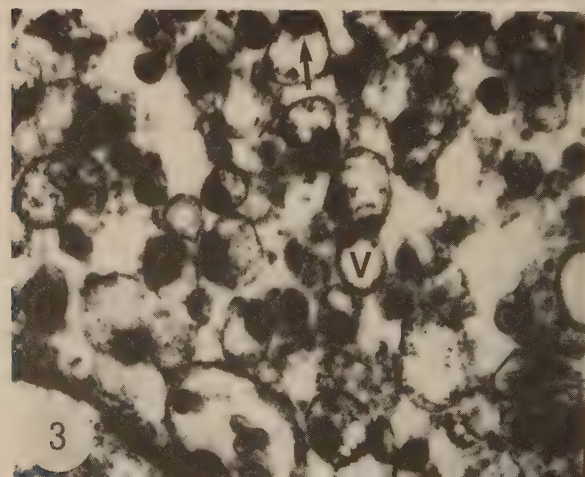
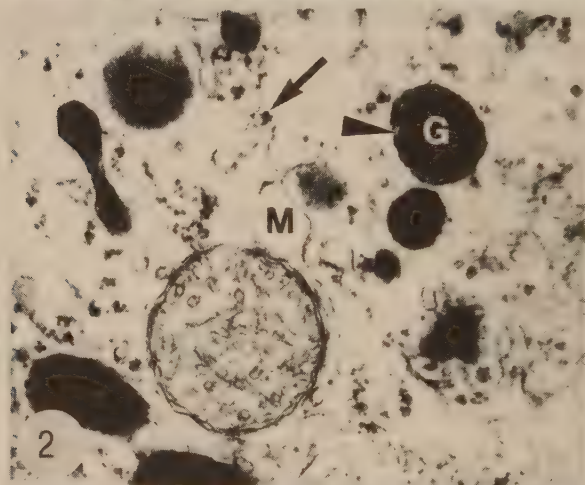
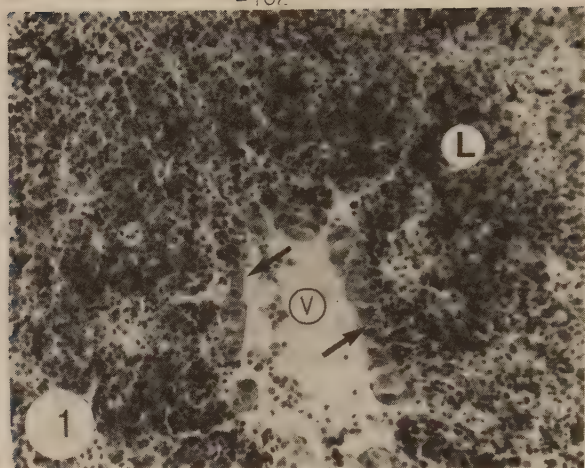


Abb. 1

Übersicht Kopfniere (Zenkerfixierung, Giemsa)

Das venöse Gefäß (V) ist von einer massiven Schicht Nebennierengewebe (➡) begleitet. (L) Lymphoides blutbildendes Gewebe.

(Vergr.: 240)

Abb. 2

Ultrastruktur von Nebennierenzellen aus der Kopfniere (helle Interrenalzelle)

(Ausschnitt aus Abb. 5)

(M) Mitochondrium vom tubulären Typ. Die unterschiedlichen Granula (G) sind teilweise von einer Membran (►) umgeben. Zahlreiche Ribosomen (➡).

(Vergr.: 45.000)

Abb. 3

Ultrastruktur von Nebennierenzellen aus der Kopfniere (chromaffine Zelle)

Der Inhalt der meisten Vesikel (V) ist offenbar geschrumpft und liegt meist asymmetrisch am Rande der umhüllenden Membran (➡).

(Vergr.: 45.000)

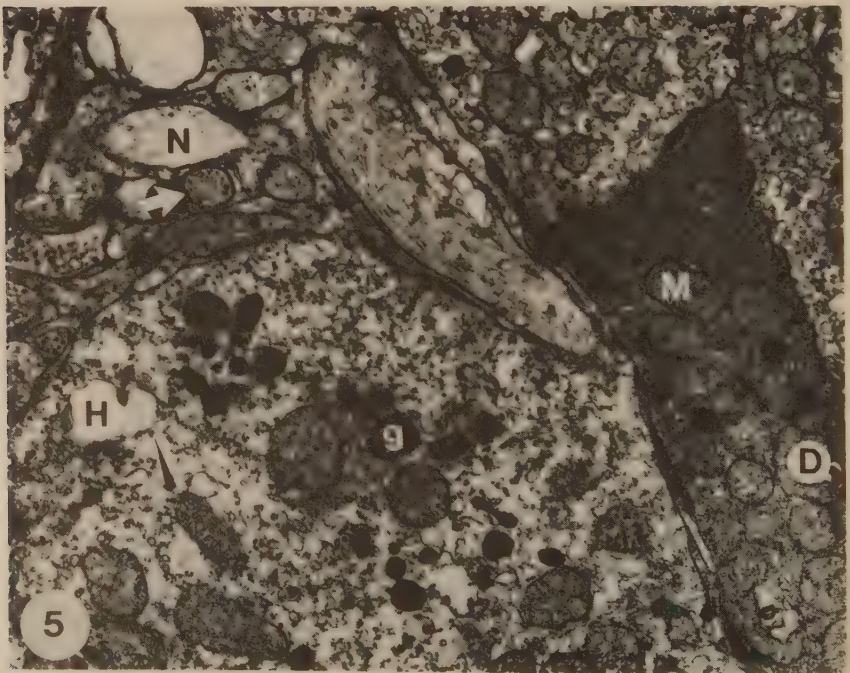
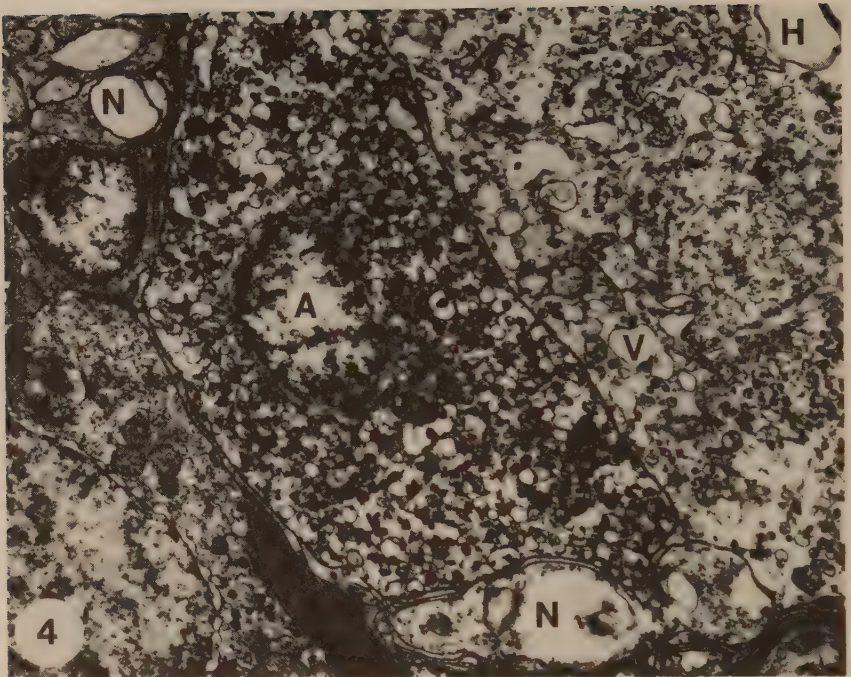


Abb. 4

Ultrastruktur von Nebennierenzellen aus der Kopfniere - chromaffine Zellen

Die Zelle mit ihrem Zellkern (A) (Noradrenalinzelle) enthält zahlreiche Vesikel gleichmäßig über das Zytoplasma verteilt, deren Inhalt häufig geschrumpft und asymmetrisch am Rand der Membran liegt (➡). Daneben eine etwas hellere Zelle ^(H) mit weniger und kleineren Vesikeln und zahlreichen Vakuolen (V) (Adrenalinzelle). Marklose Nervenfasern (N) treten vielfach zwischen die Zellen ein.

(Vergr.: 8.800)

Abb. 5

Ultrastruktur von Nebennierenzellen aus der Kopfniere - Interrenalzellen

Ein heller Zelltyp (H) enthält im Zytoplasma gut sichtbare Ribosomen (►), unterschiedlich große und gestaltete Granula (g), sowie Mitochondrien vom tubulären Typ. In dem dunklen Zelltyp (D) sind die Mitochondrien (M) sehr dicht gelagert. Vereinzelt Granula sind im Zytoplasma. Marklose Nervenfasern (N) mit Axonen (⇨), die Neurotubuli und Filamente enthalten, verlaufen zwischen den Zellen.

(Vergr.: 14.000)

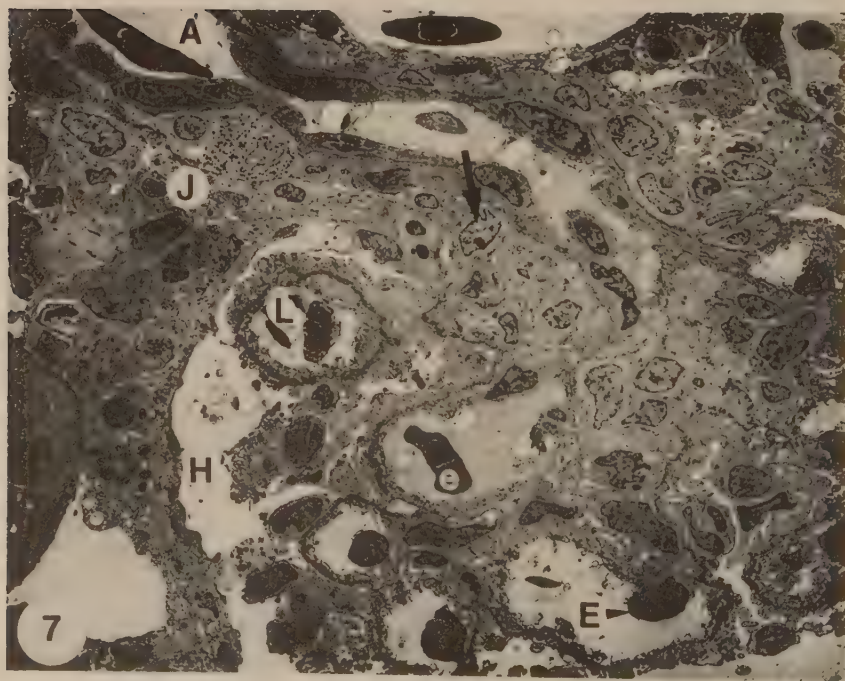


Abb. 6

Ultrastruktur eines juvenilen Tubulus und Nierenkörperchens

Ein Podozyt (P) schließt mit seinen Fußfortsätzen direkt an das parietale Blatt (A) an. Dazwischen bleibt nur ein schmaler Spalt. Das Kapillarlumen (L) ist von einer plasmaartigen homogenen Masse gefüllt. (T) Juveniler Tubulus mit undifferenzierten Zellen.

(Vergr.: 4.500)

Abb. 7

Ultrastruktur eines Nierenkörperchens

(A) Afferente Arteriole. Granulierte juxtaglomeruläre Zellen (J). Mesangiumzelle (➡). (L) Kapillarlumen mit Endothelzelle (E ➡), deren Körper mit Kern sich weit in das Lumen vorwölbt. (e) Erythrozyt. (H) Harnraum (Bowman'scher Raum).

(Vergr.: 2.200)

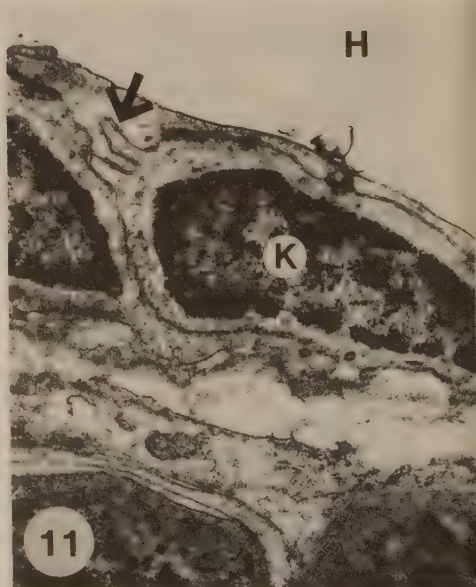
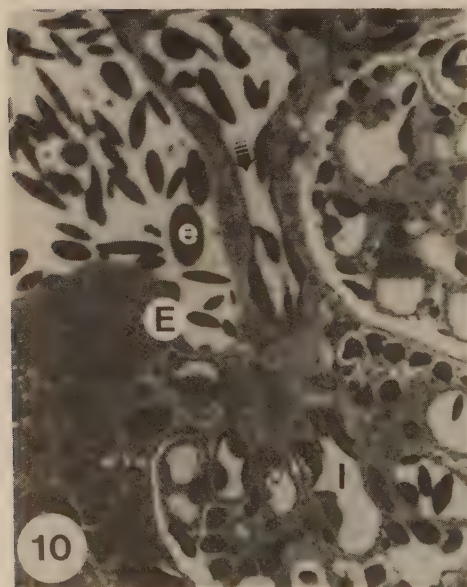
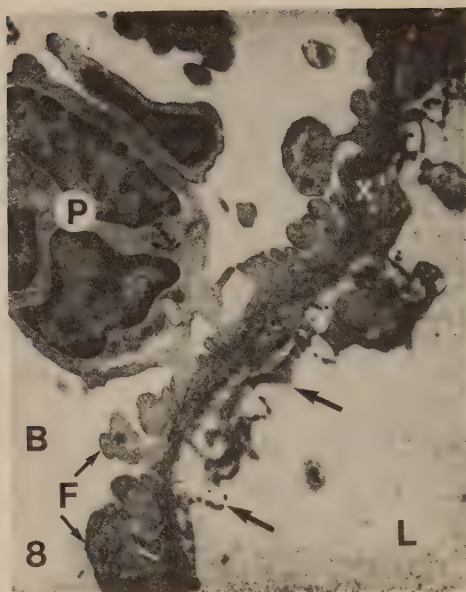


Abb. 8

Ultrastruktur der Glomerulumkapillarwand

Im Bowman'schen Raum (B) = Harnraum liegen die Podozytenkörper (P) mit ihren gelappten Kernen. Ihre Fußfortsätze (F ➡) sitzen der dunklen Basalmembran (x) auf. Fortsätze der Endothelzellen (➡) im Kapillarlumen (L).

(Vergr.: 10.500)

Abb. 9

Ultrastruktur der Glomerulumkapillarwand

Angeschnittener Erythrozyt (E) im Lumen (L). "Siebplatte" des Endothels (➡). Fußfortsätze der Podozyten (F).

(Vergr.: 18.000)

Abb. 10

Übersicht über ein Nierenkörperchen (Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung)

Aus der kleinen Nierenarteriole zweigt das kurze Vas afferens (➡) ab. (l) Kapillarlumen. (E) Das Vas efferens mündet in die umgebenden Sinus (= peritubulärer Raum). (e) Erythrozyt.

(Vergr.: 750)

Abb. 11

Ultrastruktur einer Epithelzelle vom parietalen Blatt der Bowman'schen Kapsel

Epithelzelle mit ihrem abgeflachten Kern (K) und fingerartigen Verzahnungen (➡). Harnraum (H) (Bowman'scher Raum).

(Vergr.: 18.000)

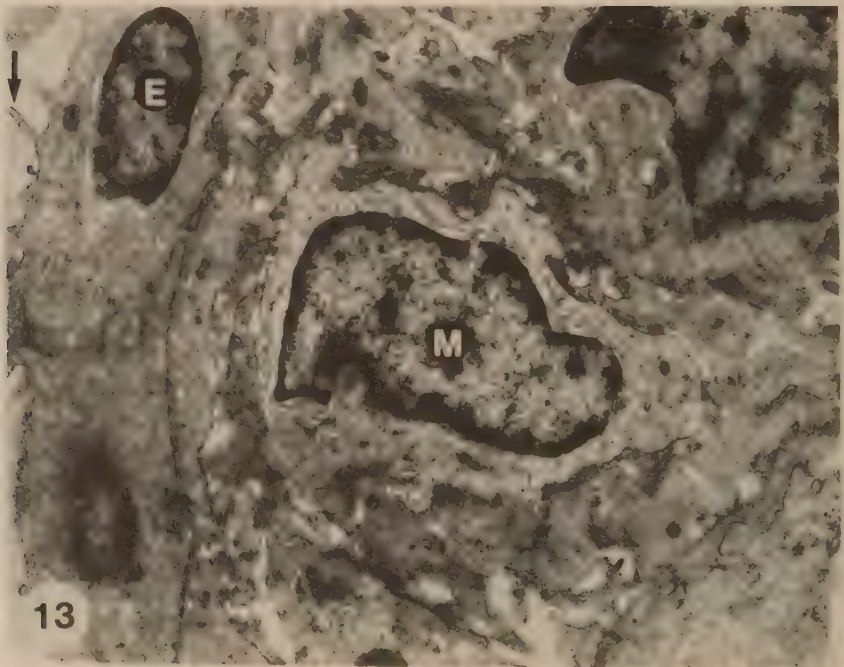
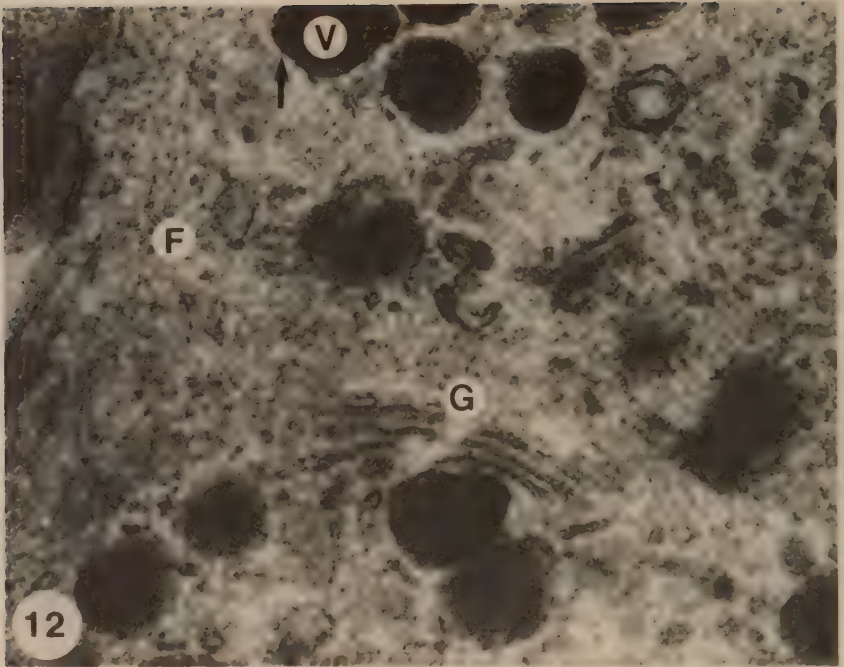


Abb. 12

Ultrastruktur einer juxtaglomerulären Zelle

Die Granula (V) sind von einer Membran umgeben (→). Ein Golgifeld (G) über einem Granula. Filamentöse Elemente (F).

(Vergr.: 60.000)

Abb. 13

Ultrastruktur einer Mesangiumzelle - Glomerulum

Der Kern (M) liegt in hellem und schwach entwickeltem Zytoplasma. (E) Kern einer Endothelzelle mit deren Marginalfalten (→).

(Vergr.: 14.000)

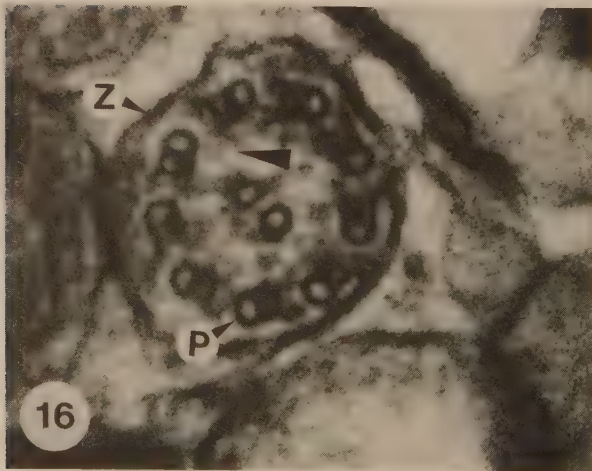
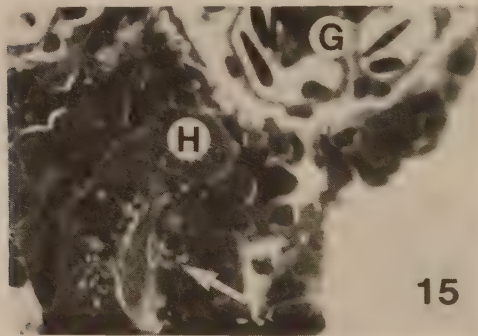


Abb. 14

Juxtaglomeruläre Zellen

(L) Lumen des Vas afferens. (K) Kern der juxtaglomerulären Zelle.
(➡) sekretorische Granula. (E) Kern einer Endothelzelle. (R) Erythrozyt. (►) Marginalfalten des Endothels.

(Vergr.: 6.600)

Abb. 15

Halsabschnitt des Tubulus

(H) Halsabschnitt. (G) Glomerulum des Nierenkörperchens. Schleimzellen mit apikalen Vakuolen (⇔).

(Vergr. 750)

Abb. 16

Zilium)

Neun periphere Mikrotubuli (P ►) umgeben zwei zentrale Tubuli. Die hakenförmigen Dyneinärmchen sind schemenhaft zu erkennen (►). Die äußere Hülle wird durch die Zilienmembran (Z) dargestellt.

(Vergr.: 210.000)

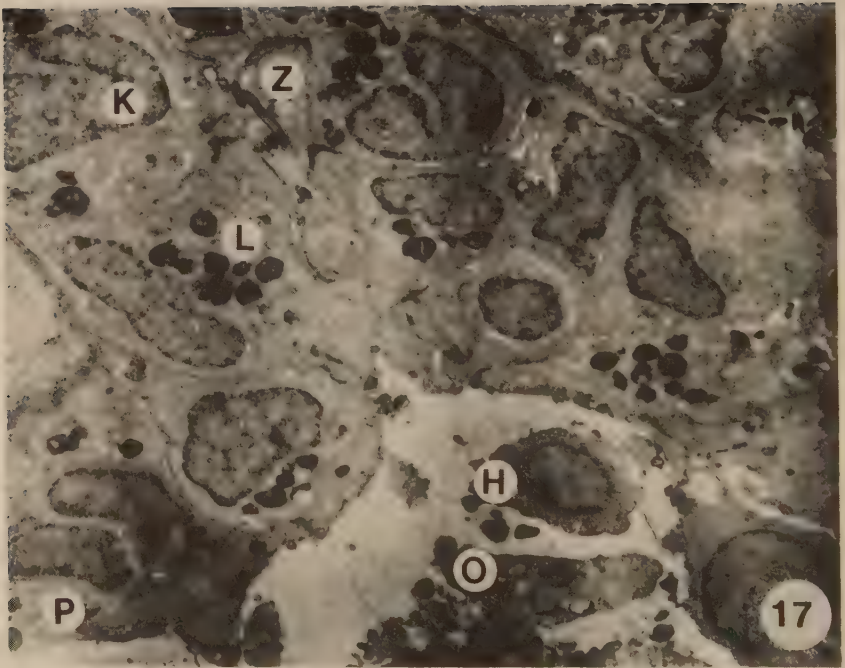


Abb. 17

Ultrastruktur des Halsabschnittes vom Tubulus

Im (H) Harnraum (Bowman'scher Raum) liegen noch Anschnitte von Podozyten (O). Zelle vom parietalen Blatt (P) der Bowman'schen Kapsel. Die Kerne (K) der Halsabschnittszellen sind oft vielfach gelappt. Einige Zilien (Z) sind quer- und längsgetroffen. Zahlreiche große Lysosomen (L) liegen meist in Kernnähe.

(Vergr.: 6.000)

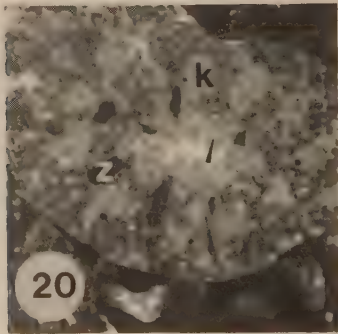
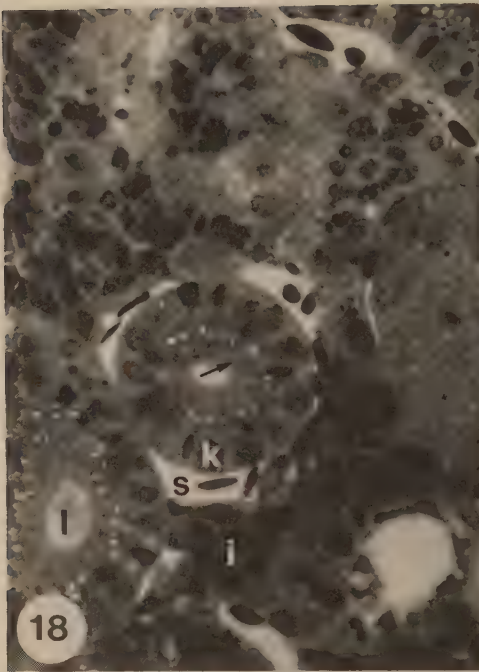


Abb. 18

Lichtmikroskopisches Bild des proximalen Tubulus (Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung)

Zwei quergeschnittene proximale Tubuli sind von Sinus (s) umgeben. Im Lumen (l) liegen Anschnitte von zahlreichen Kinozilien. Der Bürstensaum sitzt auf den konkaven Zellapizes (➡). Die Zellgrenzen sind besonders apikal gut zu erkennen. Intertubuläres blutbildendes Gewebe (i). Die dunklen Kerne (k) liegen deutlich basal.

(Vergr.: 750)

Abb. 19

Lichtmikroskopisches Bild des Zwischenabschnittes (Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung)

Im Lumen sind vereinzelte Mikrovilli (➡) zu sehen. Die Kerne liegen zentral. Basale Streifung (◆) im Zytoplasma der Epithelien.

(Vergr.: 750)

Abb. 20

Lichtmikroskopisches Bild des distalen Tubulus (Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung)

Die hellen Zellapizes sind konvex in das Lumen vorgewölbt (►). Die Zellkerne (k) sind relativ hell. (Z) Kerne der Zwischenzellen. Im Zytoplasma zahlreiche "Granula".

(Vergr.: 750)

Abb. 21

Lichtmikroskopische Übersicht Sammelgang - Harnleiter (Semidünnschnitt, Toluidinblaufärbung)

(➡) Mündung eines distalen Tubulus in den Sammelgang (S). Kerne der Zwischenzellen (⇒). Harnleiter (H) mit hellen ovalen Becherzellen.

(Vergr.: 190)

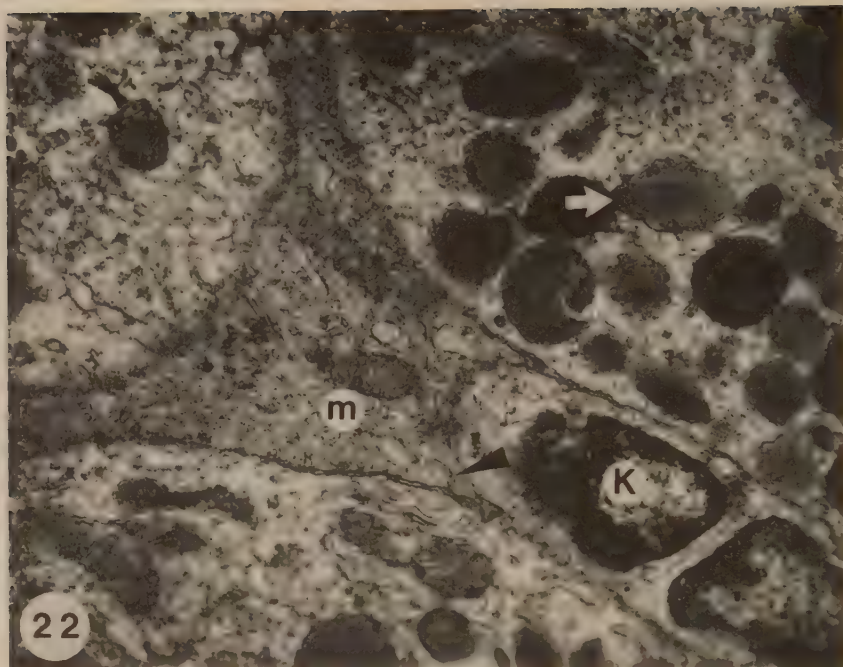


Abb. 22

Proximaler Tubulus

Ultrastruktur einer Zwischenzelle. Der dunkle Zellkern (K) liegt in fein granuliertem dunklen Zytoplasma, in dem kleine Mitochondrien (m) und einige Tubuli (—) zu erkennen sind. Die Granula der Nachbarzelle enthalten teilweise tubuläre Gebilde (⇒).

(Vergr.: 24.000)

Abb. 23

Zellen des proximalen Tubulus

Auf der dem Lumen (L) zugewandten Seite ist ein hoher Bürstensaum (B) ausgebildet, auf den eine apikale Zone (A) mit zahlreichen kleinen teilweise elektronendichten Vesikeln folgt. Größere und kleinere Vakuolen (V) liegen meist im oberen Zelldrittel. Granula unterschiedlicher Elektronendichte und Größe (g). Mitochondrien (m➤). Die ovalen Zellkerne (K) liegen deutlich basal. Kern einer Zwischenzelle (Z). (E ➤) Endothelzellausläufer mit Fenestrierungen. (P) Peritubulärer Raum (= Sinus).

(Vergr.: 6.600)

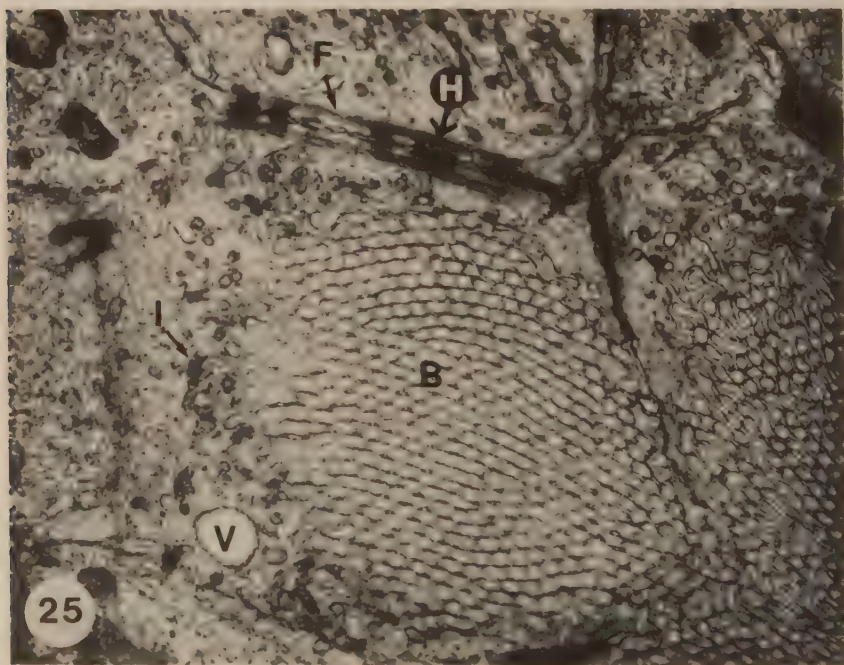
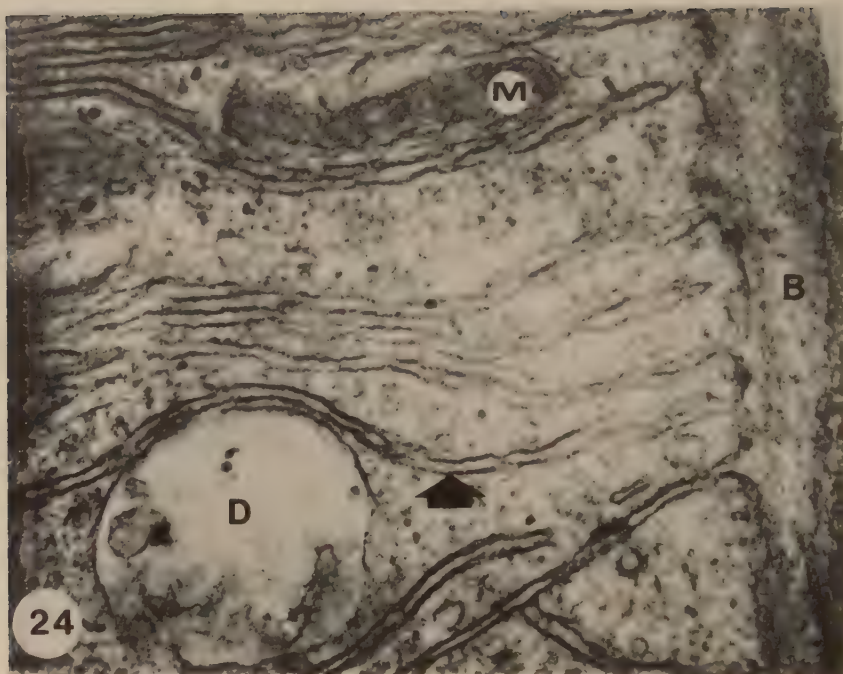


Abb. 24

Proximaler Tubulus - Basallabyrinth

Von der Basalmembran (B) ausgehend zieht ein Doppelmembransystem (■) in das basale Zytoplasma der Epithelzellen. Dazwischen liegen zahlreiche Mitochondrien (M). (D) ein offenbar degeneriertes Mitochondrium.

(Vergr.: 60.000)

Abb. 25

Proximaler Tubulus

Aufsicht vom Lumen aus auf eine Epithelzelle. Der dichte Bürstensaum (B) reicht in dieser Schnittebene nicht bis zu allen Zellgrenzen. Neben einer Vakuole (V) sind zahlreiche kleinere Vesikel (1) im apikalen Zytoplasma zu finden. Zu den Nachbarzellen sind Haftkomplexe (H) ausgebildet. Parallel zu den Zellgrenzen verlaufen feine Filamente (F).

(Vergr.: 24.000)

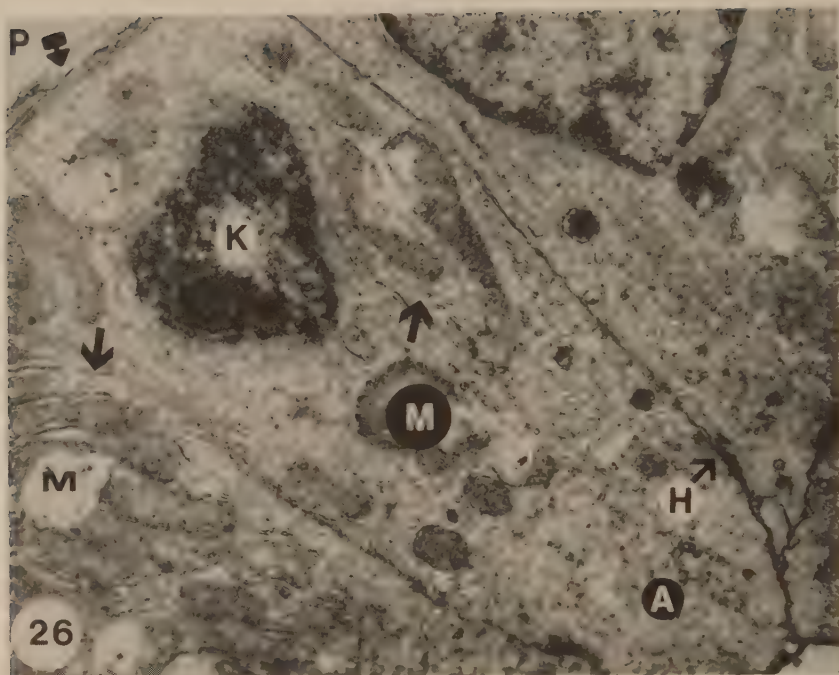


Abb. 26

Ultrastruktur der distalen Tubulusepithelzellen

Eine Vielzahl von Mitochondrien (M) die dichtgepackte Cristae enthalten, liegen gleichmäßig über alle Zellregionen verteilt. Lediglich der apikale Zellabschnitt (A) bleibt frei von Mitochondrien. Ein feines, dreidimensionales Tubulussystem (➡) zieht sich gleichmäßig durch das gesamte, sehr helle Zytoplasma. Die Haftkomplexe (H) sind auch lichtmikroskopisch noch gut zu erkennen. (P) Peritubulärer Raum mit Endothelzellen (■➡).

(Vergr.: 14.000)

Abb. 27

Ultrastruktur des Basalteiles von Harnleiterepithelzellen (Wolff'scher Gang)

Die basal liegenden Zellkerne (K) sind relativ hell. Mitochondrien (M➡) sind basal selten anzutreffen. Die Epithelzellen sitzen nicht glatt der Basalmembran auf, sondern haben häufig fingerartige Ausstülpungen (⇨). Zahlreiche Kollagenfibrillen sind quergeschnitten (➡➡).

(Vergr.: 8.800)

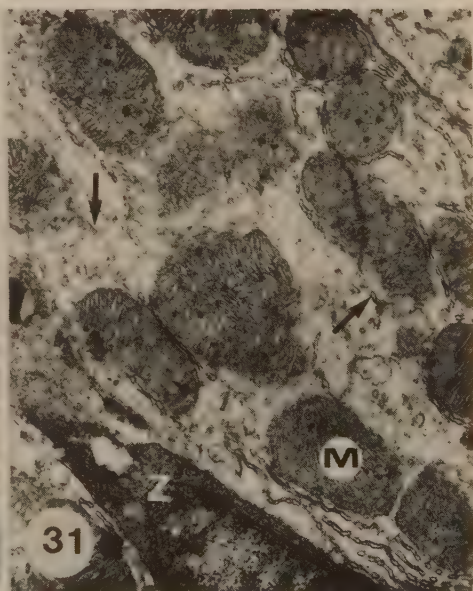
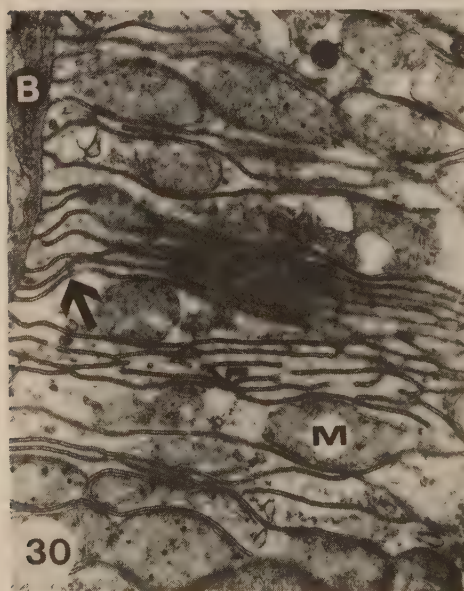
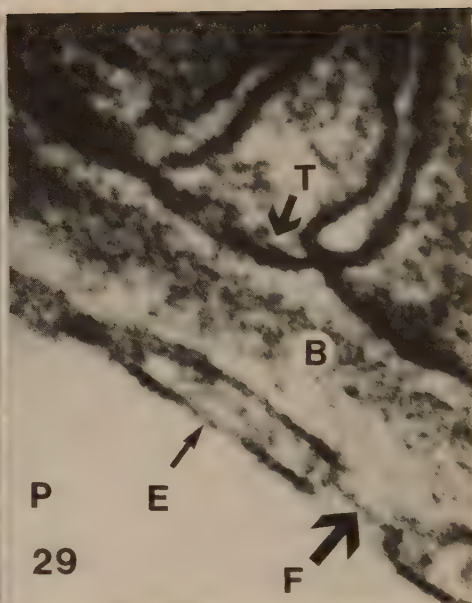
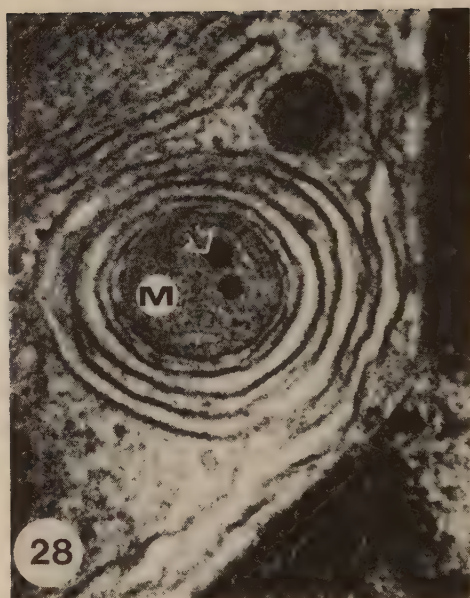


Abb. 28

Proximaler Tubulus

Mitochondrien (M) mit Granula mitochondriales ($\Rightarrow$) von zirkulärem Membransystem umgeben.

(Vergr.: 75.000)

Abb. 29

Proximaler Tubulus

Ultrastruktur des basalen Abschnittes. Die Fortsätze der Endothelzellen (E $\Rightarrow$) mit Fenestrierungen (F $\Rightarrow$), die von einer feinen Membran verschlossen sind. (P) Peritubulärer Raum (= Sinus). Basalmembran (B). (T $\Rightarrow$) Lamina basalis der Tubulusepithelzelle mit ihren Einstülpungen zum basalen Labyrinth.

(Vergr.: 210.000)

Abb. 30

Distaler Tubulus

Basallabyrinth mit zahlreichen von der Basalmembran ausgehenden Membransystemen ($\Rightarrow$), zwischen denen zahlreiche Mitochondrien (M) vom Cristatyp liegen.

(Vergr.: 18.000)

Abb. 31

Distaler Tubulus

Apikaler Teil einer "Chloridzelle" mit ausgeprägtem dreidimensionalem Tubulussystem ($\Rightarrow$) und zahlreichen dichtgepackten Mitochondrien (M) im hellem Zytoplasma. Daneben eine dunkle Zwischenzelle (Z).

(Vergr.: 18.000)

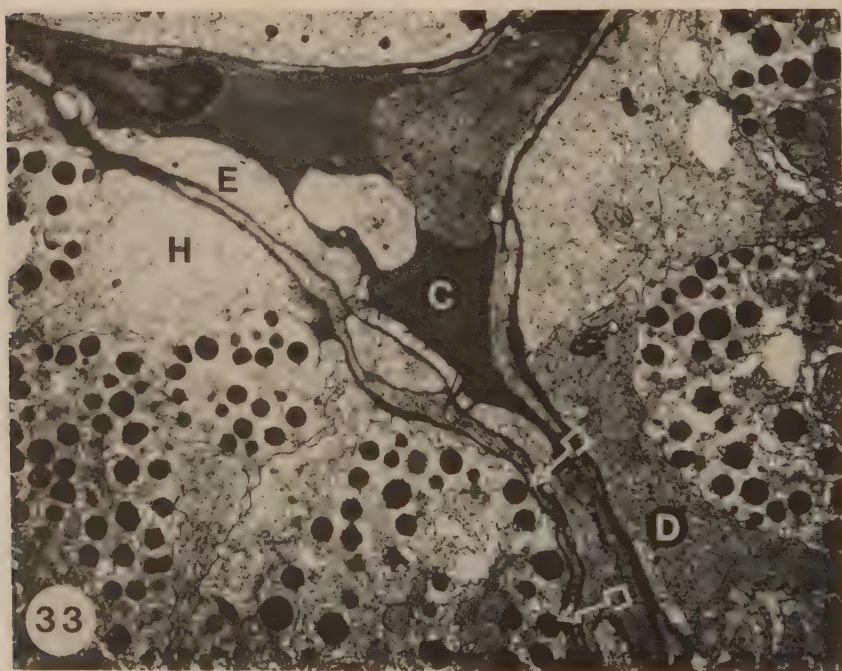
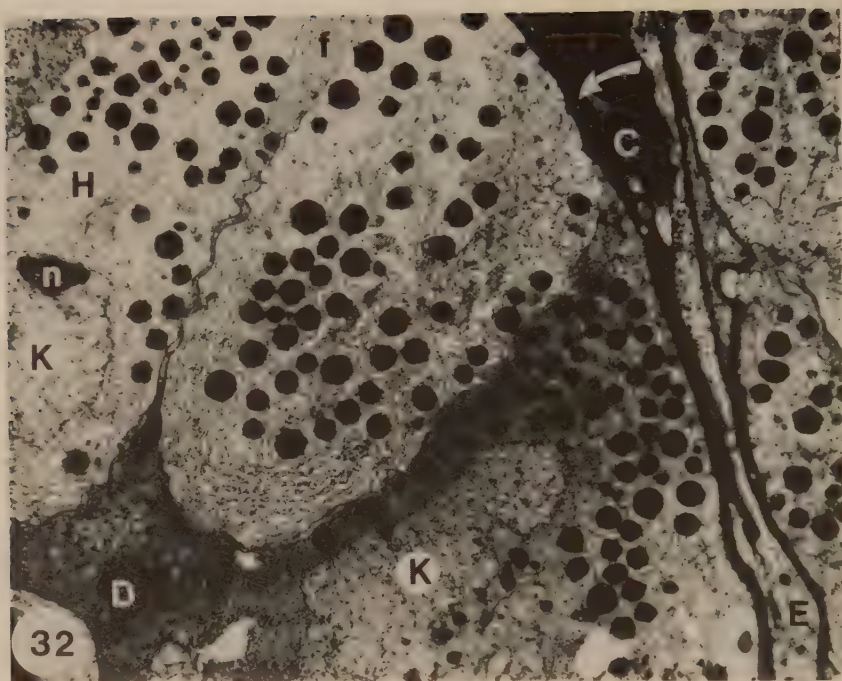


Abb. 32

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur der hellen und dunklen Zellen. Die hellen Zellen (H) mit ihrem Kern (K) und deutlichem Nukleolus (n) grenzen breitflächig an die Kapillare (C). Die Endothelzellen (E) lassen die Fenestrierungen an ihren Ausläufern häufig nur schwer erkennen (↪). Die dunklen Zellen (D) haben oft sehr lange und schmale Fortsätze (f) zu den Kapillaren.

(Vergr.: 6.000)

Abb. 33

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur der Kapillare mit angrenzenden Zellen. Die sonst sehr engen Kapillarspalten (C) sind nur an Verzweigungsstellen etwas breiter ausgebildet. Helle Zellen (H) und dunkle (D) grenzen an die mit Bindegewebszellen (►) und Endothelzellen (E) ausgekleideten Kapillare. Der Vorgang der Exozytose läßt sich häufig in unterschiedlichen Stadien beobachten (↔).

(Vergr.: 6.000)

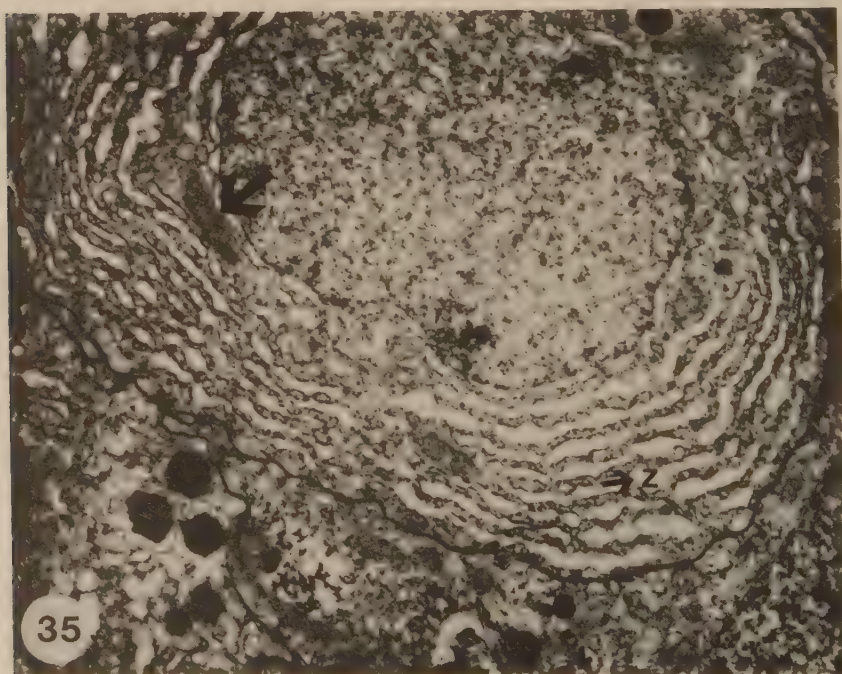
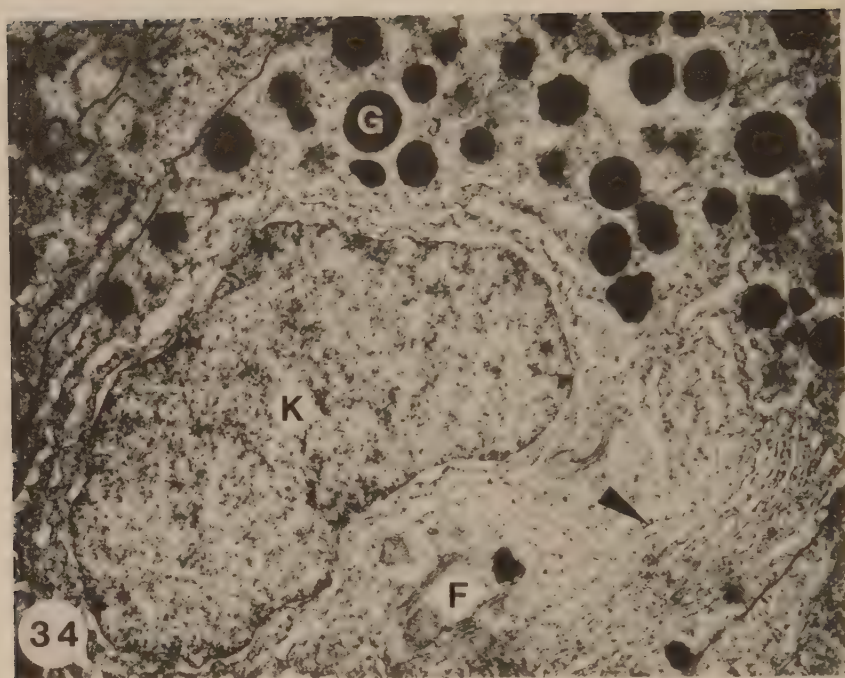


Abb. 34

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur einer hellen Zelle mit zahlreichen Granula (G) unterschiedlicher Größe. Das endoplasmatische Retikulum (—) ist über den ganzen nicht von Granula eingenommenen Raum verbreitet. Ein Golgifeld (F) neben einem weniger elektronendichten Granula.

(Vergr.: 14.000)

Abb. 35

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur einer hellen Zelle fast ohne Granula. Die Zisternen (➡ Z) des endoplasmatischen Retikulums erscheinen relativ groß. Die Membranen sind deutlich mit Ribosomen besetzt. Vereinzelt kleine Mitochondrien (➡) sind im Zytoplasma zu finden, lassen sich aber nur schwer erkennen.

(Vergr.: 14.000)

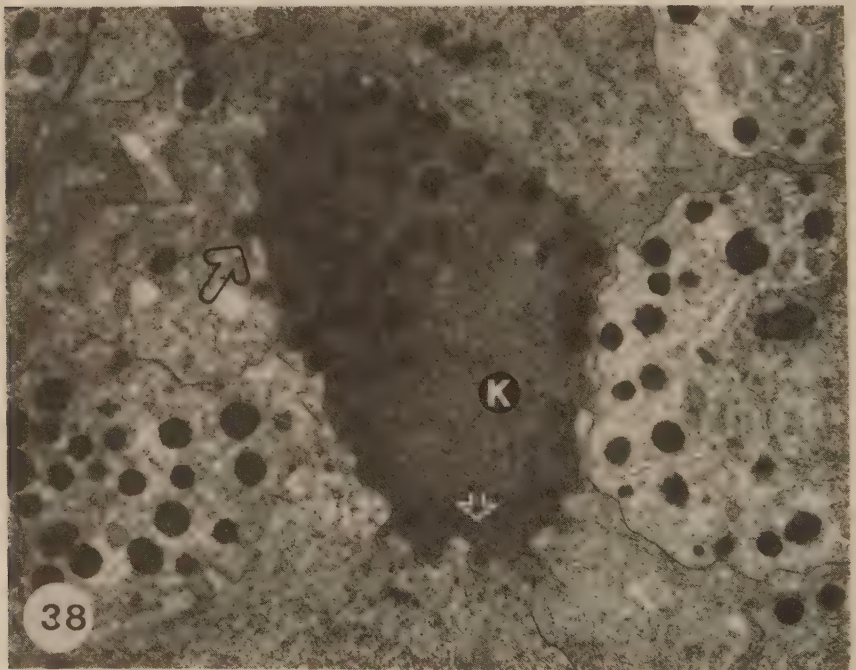
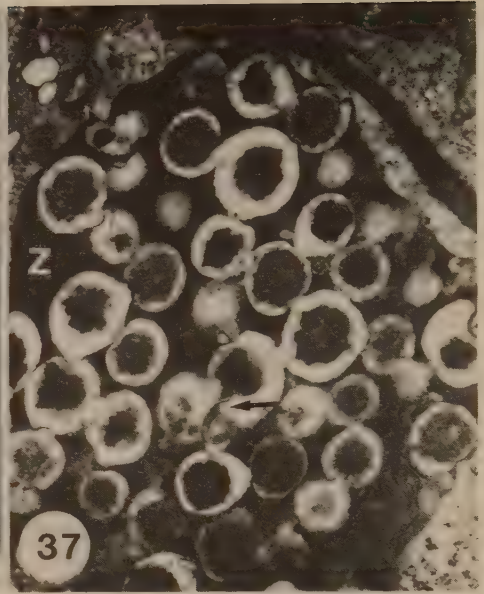


Abb. 36

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur der Sekretgranula aus einer hellen Zelle. Die Granula (G) enthalten nicht homogenes leichtflockiges Material. Die umhüllende Membran (➡) weist häufig Lücken auf. Zahlreiche Ribosomen (r) sitzen auf den Membranen des endoplasmatischen Retikulums.

(Vergr.: 75.000)

Abb. 37

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur einer dunklen Zelle mit offenbar geschrumpftem Granulainhalt. Die umhüllenden Membranen sind teilweise aufspiralisiert (➡). Das Zytoplasma (Z) ist nahezu strukturlos.

(Vergr.: 18.000)

Abb. 38

Stanniuskorpuskel

Ultrastruktur einer dunklen Zelle mit Granula. Der Zellkern (K) ist fast nicht gegen das Zytoplasma abzugrenzen. Das endoplasmatische Retikulum ist noch schwach zu erkennen (⇒). Die Granula scheinen manchmal über die Zellfortsätze in die Nachbarzellen "durchzubrechen" (⇔).

(Vergr.: 8.800)

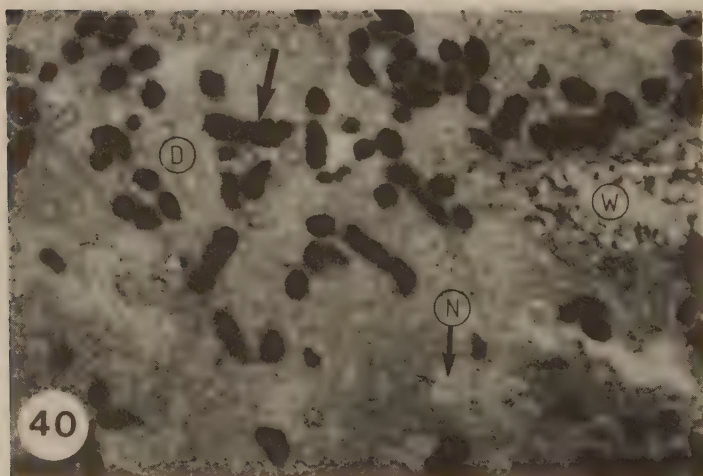
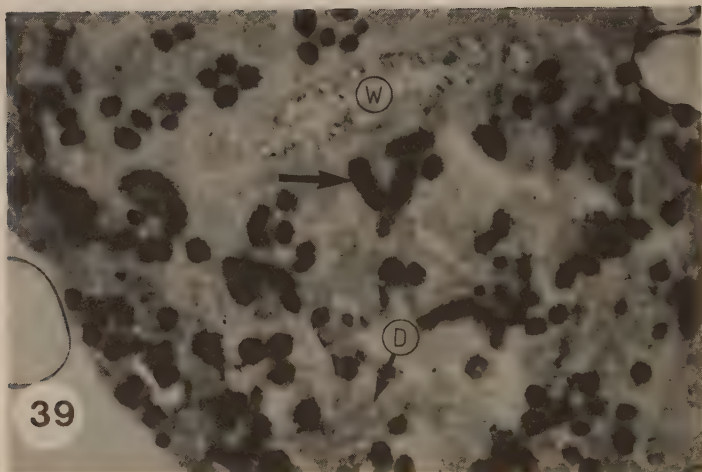


Abb. 39

Darstellungen der Enzymaktivitäten im Nephron (alkalische Phosphatase). Gegenfärbung mit Methylgrün.

Harnleiter (Wolff'scher Gang) (W). Distale Tubulusabschnitte (D). Proximale Tubulusabschnitte (→).

(Vergr.: 150)

Abb. 40

Darstellungen der Enzymaktivitäten im Nephron (alkalische Phosphatase) mit Hämatoxylingegenfärbung.

(W) Harnleiter (Wolff'scher Gang). (N) Nierenkörperchen. (D) Distale Tubulusabschnitte. (→) Proximale Tubulusabschnitte.

(Vergr.: 150)

Deutlich ist die Farbreaktion in proximalen Tubulusabschnitten mit Bürstensaum zu beobachten, während distale Abschnitte und Harnleiter negativ reagieren. Die Nierenkörperchen zeigen ebenfalls keine Farbreaktion, während der Halsabschnitt schwach reagiert.

IV Zusammenfassung der Ergebnisse und Diskussion

1. Endokrine Nierenanteile

a) Nebennieren

Bei den Fischen bilden die Nebennieren meist noch kein geschlossenes, scharf abgrenzbares Organ wie bei den höheren Säugetieren. Die Gewebekomponenten sind dennoch, nach Art unterschiedlich, anatomisch relativ eng verbunden oder doch nahe beieinander. Der Einfluß der Nebennierenrindenhormone auf die Steuerung des Wasser- und Salzhaushaltes läßt an eine Verwandtschaft zwischen Rindengewebe (Interrenalorgan) und Nieren denken. Außerdem spricht die ontogenetische Abkunft des Rindengewebes (vom Mesoderm) dafür, daß die engen Nachbarschaftsbeziehungen nicht zufällig sind (die inkretorischen Zellen der Gonaden, die ebenfalls Steroide bilden, entstammen dem mesodermalen Gewebe der gleichen Region!) (Romer und Parsons, 1983).

Die bei Fischen häufig verwendeten Begriffe Interrenalorgan und Suprarenalorgan empfiehlt bereits Baecker (1928) nicht zu verwenden, da sie weder der Beschaffenheit noch der anatomischen Lage bei den meisten Teleosteen gerecht werden (Interrenalorgan ist lediglich bei den Elasmobranchiern eine zutreffende Bezeichnung für das der Nebennierenrinde entsprechende Gewebe). Es wäre also korrekter, von chromaffinen (Markzellenanaloga) oder steroidproduzierenden Zellen (Rindenanaloga) zu sprechen.

Bei der Goldorfe liegen die Nebennierenzellen im Bereich der Kopfniere und begleiten dabei die venösen Gefäße als meist geschlossener Ring um diese. Ihre Lage entspricht dabei der Situation bei nahen Verwandten wie z.B. Karpfen (*Cyprinus carpio*), Döbel (*Leuciscus cephalus*) oder Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus*). Lichtmikrosko-

pisch ist eine sichere Identifizierung der zwei Gewebskomponenten nicht sicher gewährleistet, da beide Granulationen im Zytoplasma aufweisen, die sich erst elektronenmikroskopisch in chromaffine Vesikel oder Mitochondrien trennen lassen, wenngleich die chromaffinen Zellen (Markanaloga), besonders die adrenalinhaltigen Zellen, schon hier durch häufige Vakuolisierung auffallen.

Diese ist bei nicht augenblicklicher lebendfrischer Fixierung immer zu erwarten (Bargmann, 1977) und möglicherweise auch durch mechanische Einflüsse bei der Präparation bedingt.

Chromaffine Zellen (suprarenale Zellen)

Die erwähnte Vakuolisierung läßt also zumindest die Adrenalinzellen mitunter lichtoptisch erkennbar werden. Sie liegen dabei häufig im Zentrum der Kompartimente (siehe Fig. 5 helle Zellen) und erinnern dadurch bereits etwas an die Rinden- und Markorganisation beim Säuger. Ultrastrukturell sind bei den chromaffinen Zellen zwei Zellarten unterscheidbar (siehe Abb. 4).

1. Die Noradrenalinzelle (sie gleicht lichtoptisch den ebenfalls dunkleren Interrenalzellen) und enthält gleichmäßig über das Zytoplasma verteilte chromaffine Vesikel, deren Inhalt bei höherer Auflösung geschrumpft erscheint (siehe Abb. 3). Diese Struktur stellt sich offenbar auch bei anderen Techniken, so der Gefrierbruchtechnik ähnlich dar (Carmichael und Winkler, 1985).

2. Adrenalinzelle. Das Zytoplasma ist relativ hell, enthält eine geringe Anzahl an kleineren und weniger elektronendichten Vesikeln. Daneben sind zahlreiche kleine und größere Vakuolen zu sehen (die Zelle erscheint lichtoptisch als helle Zelle).

Die chromaffinen Zellen der Goldorfe entsprechen damit denen der Rotfeder, wie sie von Mastrolia et al. (1981) beschrieben wurden, und denen anderer Cypriniden wie Karausche (*Carassius auratus*) (Ogawa,

1967) und Schleie (*Tinca tinca*) (Romaine und Bugnon, 1972).

Die Produktion von Katecholaminen läuft von der Aminosäure Tyrosin über Dopamin-Noradrenalin-Adrenalin, wobei der Syntheseprozess bei 10% der Zellen (beim Menschen) mit dem Noradrenalin endet wie es auch bei den meisten sympathischen Nervenzellen der Fall ist, in den meisten Fällen aber wird Noradrenalin in Adrenalin überführt (Carmichael und Winkler, 1985). Nach Bargmann (1977) lassen sich diese zwei Zellarten durch ihr unterschiedliches Verhalten bezüglich saure Phosphatase und Autofluoreszenz unterscheiden. Adrenalinzellen reagieren positiv auf saure Phosphatase, zeigen keine Autofluoreszenz, Noradrenalinzellen jedoch haben eine lebhaftere Eigenfluoreszenz, zeigen aber keine Reaktion auf saure Phosphatase. Die Ergebnisse der hier durchgeführten Untersuchungen auf Fluoreszenz bestätigen zumindest das Vorhandensein einer außerordentlich geringen Zahl von noradrenalinhaltigen Zellen, was sich auch mit den licht- und vor allem elektronenmikroskopischen Ergebnissen deckt.

Seit neuerem ist bekannt, daß die chromaffinen Zellen neben den Katecholaminen, die blutdrucksteigernd und im Sinne einer Mobilisierung der Glykogenreserve wirken, auch eine komplexe Mischung aus Proteinen produzieren, die vielfältige Auswirkungen auf das Nervensystem und andere Organe haben können. Hierzu zählen Chromogranin A und B sowie Enkephaline, die eine schmerzstillende Wirkung im Gehirn haben (Carmichael und Winkler, 1985).

Interrenalzellen (Rindenanaloga) (siehe Abb. 5)

Die Interrenalzellen stellen sich lichtmikroskopisch als dunkle Zellen dar und haben einen, durch starke Färbung der Membran, gut sichtbaren rundlichen Kern mit deutlichem Nukleolus. Sie umgeben in den Nebennierenkompartimenten fast immer die innen liegenden chromaffinen Zellen (siehe Fig. 5).

Das Zytoplasma der Interrenalzellen ist bei HE-Präparaten leicht azidophil im Gegensatz zu den nahezu farblosen chromaffinen Zellen.

Das Hauptproduktionsprodukt der Zelle ist Cortisol, das für die Osmoregulation von Bedeutung ist. Offenbar ist die Regelung der Kortikosteroidsynthese und Sekretion bei Fischen ähnlich der bei Säugern nachdem Ilan und Yaron (1976) die Nebennierenzellen beim Karpfen in vivo und in vitro mit Säuger ACTH stimulieren konnten.

Nach den durchgeführten Untersuchungen stellen die Interrenalzellen bei der Goldorfe den bei weitem größten Anteil der Nebennierenzellen dar. Dies wird auch von Baecker (1928) und Mastrolia et al. (1981) für andere Cypriniden bestätigt.

Ultrastrukturell zeichnen sich die Interrenalzellen durch übergroßen Reichtum an Mitochondrien aus (lichtmikroskopisch als Granulierung zu erkennen). Dabei sind diese vom tubulovesikulärem Typ, was als typisches Merkmal steroidproduzierender Zellen gilt (Ogawa, 1967, Fawcett, 1973, Bargmann, 1977) und sind Träger der für die Synthese wichtigen Enzyme (siehe Abb. 2).

Unter den Renalzellen der Goldorfe lassen sich klar zwei Typen unterscheiden:

1. Ein heller mit einer geringen Anzahl an Mitochondrien in hellem Zytoplasma und zahlreichen Ribosomen,
2. ein dunkler mit dichtgedrängten Mitochondrien in sehr dunkler zytoplasmatischer Matrix.

Ogawa (1967) findet einen den dunklen Zellen bei der Goldorfe vergleichbaren Typ bei hypophysektomierten Goldfischen und interpretiert ihn als in einer inaktiven Phase befindliche Interrenalzellen.

Möglicherweise handelt es sich bei den dunklen Zellen (die auch bei Säugern vorkommen) um inaktive Zellen, die als Reservezellen dienen und nach Stimulation in helle, aktive Zellen transformiert werden können (Ogawa, 1967). Gestützt wird dies auch durch die Tatsache, daß die dunklen Zellen relativ zytoplasmaarm sind und von geringerem

Volumen als die hellen. Allerdings sind in beiden Zellformen zytoplasmatische Granula, also Sekretionsprodukte nachweisbar (siehe Abb. 5).

Über die enge Verbindung von Nervenzellen und Nebennierenzellen berichtet Rauther (1954), der beim Seepferdchen (*Syngnathus*) den Sympathikus teilweise völlig in chromaffinen "Zellhaufen" eingebettet fand. Die enge Beziehung wird auch aus der Ontogenese deutlich, da die Marksubstanz aus den Sympathikogonien hervorgeht, die ektodermalen Elemente des Sympathikus darstellen (Bargmann, 1977). Marklose Nervenzellen nehmen auch bei den Nebenieren der Goldorfe breiten Raum ein und ziehen vielfach zwischen einzelnen Zellen durch (siehe Abb. 4, 5).

b) Stanniuskorpuskel

Die nur bei Knochenfischen vorkommenden Stanniuskorpuskel wurden im Hinblick auf ihre Morphologie und ihre physiologische Rolle im Organismus bereits vielfach untersucht. Dennoch erscheint ihre genaue Bedeutung im Stoffwechselgeschehen noch nicht geklärt. Hinsichtlich der Morphologie scheinen keine grundsätzlichen Unterschiede bei den verschiedenen Fischarten zu bestehen. Ihre anatomische Lage ist überwiegend in den hinteren Nierenbereichen, kann aber auch bei verschiedenen Spezies oder auch Individuen im einzelnen außerordentlich variieren. Ontogenetisch stammen sie entweder vom Vornierengang oder von Urnierentubuli ab (Garrett, 1942, Krishnamurty, 1967). Nach der Anordnung des Bindegewebes unternahmen Krishnamurty und Bern (1969) eine Einteilung der Stanniuskorpuskel verschiedener Fischarten in vier Typen. In ihrem prinzipiellen Aufbau, sowie in den vorkommenden Zellarten bestehen jedoch keine grundsätzlichen Unterschiede.

Ultrastrukturell werden von mehreren Autoren zwei Zelltypen unterschieden (Krishnamurty und Bern, 1969, Meats et al., 1978). Bonga et al. (1980) beschreiben beim Zahnkarpfen (*Fundulus heteroclitus*) und beim Goldfisch (*Carassius auratus*) einen zahlenmäßig vorherr-

schenden C₁-Zelltyp, der durch ein extensives granuläres endoplasmatisches Retikulum, einige Golgifelder und zahlreiche sekretorische Granula charakterisiert wird. Da diese Zellen nach Verbringung der Fische in Salzwasser aktiviert wurden, nicht jedoch nach Verbringung in Salzwasser mit niedrigem Ca⁺-Gehalt, sieht Bonga in diesen Zellen den Produktionsort eines hypocalcaemischen Faktors. Daß einer oder mehrere hypocalcaemische Faktoren, möglicherweise ein Glykopeptid im Stanniuskorpuskel produziert werden, die den Plasma-Ca-Gehalt durch Veränderung des Calciumfluxes über die Kiemen erniedrigen, gilt als sicher (Aida et al., 1980).

Ein zweiter Zelltyp werden von Bonga et al. (1980) als mit kleineren sekretorischen Granula versehen beschrieben. Diese Zellen wurden nach Salzwasserhärtung nicht aktiviert, woraus die Autoren auf einen in diesen Zellen produzierten endokrinen Faktor schließen, der für das Leben im Süßwasser von Bedeutung sein könnte. Außerdem sind bei den bislang untersuchten stenohalinen Salzwasserfischen keine Typ 2 Zellen gefunden worden. Kenyon et al. (1980) kommen nach Stanniosomatiektomie und Injektion von Korpuskelextrakten am Süßwasseraal (*Anguilla anguilla*) zu dem Schluß, daß der Stanniuskorpuskel zwei unterschiedliche Faktoren in zwei unterschiedlichen Zelltypen produziert, wobei der eine die Eigenschaften des Hypocalcin hat, das den Ca-Metabolismus und der andere den K-Haushalt reguliert. Störungen im Plasmalevel von Magnesium und Phosphat sollen lediglich sekundäre Folge der Ca- und K-Imbalanzen sein.

Die Stanniuskorpuskel der Goldorfe lassen ultrastrukturell verschiedene Zelltypen erkennen, die möglicherweise teilweise als Funktionsstadien angesehen werden können. Der erste Typ (siehe Abb. 32, 34): helle Zelle mit ausgeprägtem rauhen endoplasmatischem Retikulum und zahlreichen großen sekretorischen Granula stellt in allen bislang elektronenmikroskopisch untersuchten Stanniuskorpuskeln die Mehrheit der Zellen (Bonga et al., 1980). Er ähnelt damit der typischen Form proteinproduzierender Zellen, bei denen das granuläre endoplasmatische Retikulum häufig parallel angeordnet ist und deren Zysternen

gleichmäßige Abstände voneinander haben (Fawcett, 1973).

Der in der Literatur beschriebene zweite Zelltyp wie er für Süßwasserfische charakteristisch sein soll, aber auch von Aida et al. (1980) beim Silberlachs (*Oncorhynchus kisutch*) während der Reifung (smoltification) festgestellt wurde und sich durch bedeutend kleinere zytoplasmatische Granula auszeichnet, fand sich bei der Goldorfe nicht. Hingegen ähnelt die Typ 2 Zelle der Goldorfe (siehe Abb. 32, 38), was ihre Lage und ihre zytoplasmatischen Fortsätze betrifft, den von Bonga et al. (1980) beschriebenen C_2 -Zellen. Allerdings unterscheiden sich die zytoplasmatischen Granula der Typ 2 Zelle der Goldorfe weder der Größe noch ihrer Struktur nach von denen der hellen T_1 -Zellen. Von einem grundsätzlich anderen Zelltyp zu sprechen scheint daher nicht gerechtfertigt.

Eine dem Typ 3 der Goldorfe ähnelnde Zelle (siehe Abb. 37), die Meats et al. (1978) bei der Forelle (*Salmo gairdneri*) nach Salzwasserhältung fanden, bezeichnen die Autoren als degenerierende C_1 -Zelle. Aber auch Bhattacharyya et al. (1982) beschreiben diese Zellart bei *Lepisosteus platyrhynchus* (Fam. Knochenhechte) und bezeichnen sie als im Stadium funktioneller Hypoaktivität sich befindende C_1 -Zellen. Carpenter und Heyl (1974) beschreiben ebenfalls ähnliche Zellen im Stanniuskorpuskel beim Lachs während des Laichzuges ins Süßwasser und halten sie für degenerierende Parenchymzellen.

Die hier als vierter Zelltyp beschriebene Zelle ohne Granula (siehe Abb. 35) stellt sicherlich einen Funktionszustand der T_1 -Zelle dar, weil sie sich in keiner Weise morphologisch von dieser unterscheidet und außerdem zahlreiche Übergangsformen im Stanniuskorpuskel vorkommen.

Das Färbeverhalten des Stanniuskorpuskels der Goldorfe stimmt überein mit den Angaben anderer Autoren. So berichten Meats et al. (1978)

daß die Mehrheit der Zellen PAS-positive Granula enthalten, hingegen eine geringe Anzahl von Zellen überhaupt keinen Farbstoff annehmen. Nach Hibiya (1982) sind die Granula stark eosinophil. Lediglich Bhattacharyya beschreibt die Zellen bei *Lepisosteus platyrhynchus* (Fam. Knochenhechte) als basophil bei HE-Färbung.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, es gilt als wahrscheinlich, daß

1. Es wird eine hypocalcaemisch wirksame Substanz gebildet (Bildungs-ort C_1 -Zellen), ein Proteohormon
2. Es wird in einem weiteren Zelltyp eine Substanz gebildet, die den K-Haushalt reguliert (Kenyon et al., 1980)
3. Es wird eine blutdruckwirksame Substanz gebildet, möglicherweise Angiotensin I (Asn^1, Val^5, Asn^9) (Takemoto et al., 1983).

2. Exokrine Nierenanteile

Das "typische Nephron" der Süßwasserfische besteht nach Hickman und Trump (1969) aus Nierenkörperchen mit Glomerulum und unscheinbaren Mesangiumzellen, einem zilienbesetzten Halsabschnitt unterschiedlicher Länge, einem ersten proximalen Abschnitt mit deutlichem Bürstensaum und augenfälligen Lysosomen, einem zweiten proximalen Abschnitt mit zahlreichen Mitochondrien aber weniger entwickeltem Bürstensaum, einem englumigen Zwischenabschnitt (nur manchmal vorhanden) einem distalen Abschnitt mit relativ hellen Zellen und langgestreckten Mitochondrien und einem Sammelgangsystem.

Abweichungen von diesem Grundmuster betreffen vor allem Halsabschnitt, Zwischenabschnitt und den distalen Abschnitt (Hickman und Trump, 1969). Dabei gehen mitunter die Meinungen verschiedener Autoren, auch über eine Spezies darüber auseinander, ob bestimmte Nephronabschnitte vorhanden sind oder nicht. Besonders die Existenz eines

Zwischenabschnittes ist vielfach umstritten. Hentschel und Meyer (1980) bemerken ebenfalls, daß es bei einigen Fischarten z.B. der Scholle (*Pleuronectes platessa*) eine Heterogenität bezüglich der Länge einzelner Tubulusabschnitte zwischen verschiedenen Nephronen gibt. Erklärbar sei dies besonders durch die Tatsache, daß bei Fischen, anders als bei Säugern, das Körperwachstum auch noch nach dem Erreichen der Geschlechtsreife anhält und dadurch eine Vergrößerung der Niere durch Neubildung von Nierenkanälchen noch stattfinden kann. Auch bei der Goldorfe gibt es Hinweise auf eine Ungleichheit bezüglich der Länge und möglicherweise auch des Vorhandenseins einzelner Tubulusabschnitte.

a) Nierenkörperchen

Was den prinzipiellen Aufbau anbelangt, unterscheidet sich das Nierenkörperchen der Fische nicht von denen anderer Vertebraten. Spezies wie zum Beispiel *Micropterus dolomieu*, bei denen große "Verbundnierenkörperchen" existieren sollen, die bis zu 20 Nephrone versorgen (Hickman und Trump, 1969), stellen wohl eine Ausnahme dar. Dennoch sind einige Besonderheiten bei Fischen hervorzuheben.

Bei Süßwasserfischen sind die Nierenkörperchen im allgemeinen größer und zahlreicher (Hickman und Trump, 1969). Dies bestätigt sich auch bei Versuchen, in den Tiere unterschiedlichen Salinitäten ausgesetzt werden. Elger und Hentschel (1981) finden beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) nach dreimonatiger Salzwasserhälterung nur noch 10% der Nierenkörperchen gegenüber Süßwassertieren vor. Colville et al. (1983) kommen zu ähnlichen Ergebnissen bei der Forelle (*Salmo gairdneri*). Hier war bei Salzwassertieren die Größe und Anzahl der Nierenkörperchen reduziert, der Anteil der Nierenkörperchen, die keinen Bowman'schen Raum erkennen ließen, war ebenfalls erhöht.

Bedeutsam ist noch die unterschiedliche Ausbildung der Mesangiumzellen. Diese sind bei Salzwasserfischen erheblich stärker ausgeprägt als bei Süßwasserformen (Hickman und Trump, 1969, Bonga, 1973). Bei

der Goldorfe sind die Mesangiumzellen ebenfalls nur sehr schwach ausgebildet und haben nahezu keine Ausläufer.

Ein wichtiger Unterschied zwischen Säuger- und Fischglomerulum muß noch hervorgehoben werden. Das Glomerulum teilt sich nach Eintritt in die Bowman'sche Kapsel nicht wie beim Säuger in mehrere kleine auf, sondern besteht nur aus einer gewundenen Kapillarschlinge, wie das bei Reptilien und Vögeln der Fall ist (Stroh, 1960). Aus zahlreichen Anschnitten von Nierenkörperchen der Goldorfe geht dies deutlich hervor (siehe Abb. 10). Die Kapillarschlingen haben alle einen annähernd gleichen Durchmesser wie das Vas afferens, was sicherlich auch für den Filtrationsdruck von Bedeutung sein dürfte.

Das Vas efferens mündet nach diesen Untersuchungen in die großen, die Tubuli zahlreich umgebenden Sinus (oder peritubulären Raum). Meiner Auffassung nach ist es nicht gerechtfertigt, von einem die Tubuli umgebenden Kapillarnetz zu sprechen, wie (Hickman und Trump, 1969, Finkenstädt, 1979, Romer und Parsons, 1983), da es sich um teilweise sehr große Gefäßräume handelt (siehe Abb. 10), in denen die Tubuli teilweise "schwimmen" und die anschließend in die große Kardinalvene münden.

b) Juxtaglomeruläre Zellen

Die juxtaglomerulären Zellen der Goldorfe entsprechen in ihrer Lage und Ausbildung denen anderer Süßwasserteleostee, wie sie Caprêol und Sutherland (1967) und Meyer, Jerusalem und Walvig (1967) auch bei Cypriniden beschrieben haben. Sie liegen unmittelbar unter dem Endothel der afferenten Arteriole und haben dabei keine Beziehung zum distalen Tubulus, wie das bei Säugern unter Ausbildung einer Makula densa der Fall ist. Dies hat Reich (1967) bereits bei Salmoniden und Gadiden festgestellt.

Bezüglich der Ultrastruktur und des Sekretabgabemechanismus machte Peter (1976) bei Ratten die Beobachtung, daß sich die reninenthaltenden Granula nicht zur Peripherie der Zelle bewegen, sondern daß die Zellmembranen invaginieren und die Granula auf diese Weise exozytisch abgegeben werden.

Im Zusammenhang mit der Exozytose sollen auch die im Zytoplasma zu findenden Mikrotubuli und Mikrofilamente eine wichtige Funktion ausüben. Bei der Goldorfe ließen sich keine Invaginationen der Zellmembranen feststellen, jedoch finden sich im Zytoplasma zahlreiche filamentöse Elemente (siehe Abb. 12).

c) Tubulusabschnitte

Halsabschnitt

Ein Halsabschnitt findet sich bei zahlreichen Süßwasserfischen, weist aber bezüglich der Länge beträchtliche Unterschiede auf. So stellt Reich (1967) nach Längenmessung verschiedener Nephronen fest, daß die Aalrutte (*Lota lota*) ein sehr ausgeprägtes Halsstück besitzt, dessen Länge 6% der Gesamttubuluslänge ausmacht. Der Halsabschnitt bei der Forelle (*Salmo trutta*) wird dagegen als äußerst kurz und rudimentär geschildert. Reichle (1959) beschreibt das Halsstück beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) bei erwachsenen Tieren als erheblich ausgeprägter als bei Jungfischen.

In der vorliegenden Arbeit wurden bei der Goldorfe sowohl längere als auch kürzere Halsabschnitte gefunden.

Zilientragende Zellen und Schleimzellen, wie sie Sakai (1985) beim Goldfisch (*Carassius auratus*) und Bulger und Trump (1968) bei *Parophrys vetulus* feststellten, sind auch bei der Goldorfe nachweisbar. Die Schleimzellen beinhalten in ihrer apikalen Zellregion zahlreiche muköse Granula (siehe Abb. 15).

Proximaler Tubulus

Der proximale Tubulus ist vor allen Dingen durch das Vorhandensein eines Bürstensaum ausgezeichnet. Hierbei bestehen offenkundig große Gemeinsamkeiten zwischen Säuger- und Fische nephron.

Beim Säuger wird dieser Tubulusabschnitt als Hauptstück bezeichnet und dient funktionell in erster Linie der Aufnahme von Kohlenhydraten und Proteinen. In enger Verbindung mit der Resorption von Kohlenhydraten steht dabei die im Bürstensaum lokalisierte alkalische Phosphatase (Bargmann, 1977). Die durch die Mikrovilli stark vergrößerte Zelloberfläche am Lumen erleichtert dabei die Resorption von Flüssigkeiten und niedermolekularen Stoffen. Dabei stellt man sich den Vorgang der Aufnahme folgendermaßen vor: Niedermolekulare Stoffe werden durch die Mikrovilli, während größere Moleküle am Fuß der Mikrovilli durch Membranvesikulation aufgenommen (Mikropinozytose) und ins Zellinnere transportiert werden. Dabei entstehen zunächst größere Vakuolen, die sich dann allmählich zu elektronendichteren Granula verdichten (Netter, 1976).

Den Nachweis, daß auch bei Fischen im proximalen Tubulus Proteine resorbiert wurden, erbrachte Jaffee (1956) am Goldfisch (*Carassius auratus*). Die Morphologie und Ultrastruktur der proximalen Tubulusepithelzellen bei der Golddorfe weisen genauso wie bei den Säugern die apikale vesikuläre Zone und darunterliegende Zone mit zahlreichen kleinen und größeren Vakuolen, sowie Granula unterschiedlicher Elektronendichte auf. Der von zahlreichen Autoren als für Süßwasserfische charakteristisch angesehene zweite proximale Tubulusabschnitt, der sich durch einen niedriger ausgebildeten Bürstensaum auszeichnet, konnte im Rahmen dieser Untersuchung nicht nachgewiesen werden. Weder licht- noch elektronenmikroskopisch fand sich ein von der oben beschriebenen Tubulusepithelzelle abweichender Typ.

Zwischenabschnitt

Der in vorliegender Arbeit als Zwischenabschnitt bezeichnete Nephronteil trat nur in ganz wenigen Präparaten auf. Er ist offensichtlich nicht identisch mit dem in der englischsprachigen Literatur als "intermediate segment" bezeichnete aber auch nur wenige Zellbreiten lange Nephronabschnitt. Aufgrund der relativen Länge dieses Abschnittes kann es sich nicht um das vergleichsweise sehr kurze intermediate segment handeln, sondern läßt sich entweder dem proximalen oder distalen Nephronabschnitt zuordnen. Das Vorhandensein von einzelnen relativ kurzen Mikrovilli deutet auf eine Zugehörigkeit zum proximalen Tubulus im Sinne eines zweiten proximalen Abschnittes hin. Andererseits zeigen die kubischen Epithelzellen dieses Abschnittes eher die zellulären Charakteristika (helles Zytoplasma, zahlreiche Mitochondrien gleichmäßig über die Zellabschnitte verteilt) der distalen Tubulusepithelzellen.

Distaler Tubulusabschnitt

Die distalen Tubulusabschnitte einschließlich der Sammelgänge und Harnleiter werden bei der Goldorfe überwiegend von einer einzigen Zellpopulation gebildet. Es handelt sich dabei um außerordentlich mitochondrienreiche mit hellem Zytoplasma und einem ausgeprägten, offenbar dreidimensionalen Tubulussystem ausgestattete Zellen. Derartige Zellen wurden von Komuro und Yamamoto (1975) in den distalen Tubulusabschnitten und Sammelgängen des Wels (*Parasilurus asotus*) als "renalchloride cell" beschrieben, da diese im Erscheinungsbild den Chloridzellen der Kiemen sehr ähnlich sind. Auch Hentschel (1978) schildert beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) diesen Zelltypus in den distalen Nephronsegmenten und bringt ihn mit dem Ionentransport in Verbindung.

In den Sammelgängen finden sich neben diesem Zelltypus auch noch Becherzellen. Die Anwesenheit von Schleimsubstanzen soll nach Hentschel (1977) Schutzfunktion ausüben, sowie für den Ionentransport von Bedeutung sein (Hentschel und Meyer, 1980).

d) Basallabyrinth

Ein Basallabyrinth ließ sich insbesondere in den proximalen Tubulusabschnitten der Goldorfe stark ausgebildet nachweisen. Sehr ausgeprägt findet es sich auch im Hauptstück des Nephrons bei Säugern. Es handelt sich dabei um Einfaltungen des Plasmalemm, die teilweise tief in die Zellen eindringen. Dabei liegen die Mitochondrien intrazellulär in den dadurch entstehenden Kompartimenten (Bargmann, 1977). Die Anlage dieser Strukturen hängt vermutlich mit dem hohen Energiebedarf im Zusammenhang mit Transportprozessen in diesem Zellbereich zusammen. Bonga (1974) stellte nach Untersuchungen am Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) einen wesentlichen Unterschied in der Ausbildung dieses Labyrinthes zwischen Säugern und Fischen fest. Das Basallabyrinth bei Säugern ist im wesentlichen interzellulär ausgebildet, reicht also auch zwischen verschiedene Epithelzellen. Zum Unterschied dazu sind bei Fischen, wie sich auch bei der Goldorfe zeigt, diese Strukturen nur intrazellulär vorhanden. Dies manifestiert sich auch in der Ausbildung der Epithelzellen, die bei Fischen grundsätzlich hochprismatisch sind, während benachbarte Epithelzellen bei Säugern häufig vielfach miteinander verzahnt sind.

e) Zilien

Kinozilien kommen im gesamten Nephron der Goldorfe vor, beginnen unmittelbar nach dem Abgang des Halsstückes aus dem Nierenkörperchen und sind besonders zahlreich im proximalen Tubulusabschnitt. Die Anwesenheit von Zilien bestätigen fast alle Autoren im Nephron zahlreicher Fischarten (Bulger und Trump, 1968, Hickman und Trump, 1969, Anderson und Loewen, 1975, und Sakai, 1985). Aufgrund des sehr niedrigen Filtrationsdruckes bei Fischen dienen sie der Vorwärtsbewegung des Flüssigkeitsstromes im Tubuluslumen, ähnlich der Funktionsweise der Protonephridien, wie sie beispielsweise bei den Plathelminthen vorkommen (Florey, 1970). Erstaunlich einheitlich ist dabei der Grundstrukturplan (9+2-Muster), der im ganzen Tierreich, angefangen von Algen und Protozoen bis hin zu höheren Wirbeltieren, gleich ist (Bargmann, 1977).

f) Zwischenzellen

Sakai (1985) berichtet bei einer lichtmikroskopischen Untersuchung des Goldfisches (*Carassius auratus*) vom Vorhandensein von "dunklen Zellen". Diese kommen zwischen den eigentlichen Epithelzellen liegend in allen Nephronabschnitten vor. In den Sammelgängen sind sogenannte Zwischenzellen (interjacent cells) nachweisbar.

Die Zellarten werden jedoch nicht näher beschrieben. Hentschel (1978) erwähnt bei einer elektronenmikroskopischen Untersuchung des Giebels (*Carassius auratus gibelio*) im distalen Tubulusabschnitt ebenfalls einen "schmalen", "dunklen" Zelltypus, geht jedoch ebenfalls nicht näher darauf ein.

Bei der Goldorfe ließ sich dieser Zelltyp häufig beobachten und wird erstmals detailliert beschrieben. Sie finden sich in allen Tubulusabschnitten, ausgenommen dem Halsabschnitt, besonders in den proximalen Tubuli und Sammelgängen in regelmäßigen Abständen "eingestreut". Bevorzugt in den Sammelgängen konnte eine augenfällig regelmäßige Anordnung zwischen den "normalen Epithelzellen" festgestellt werden. Ultrastrukturell zeigen diese Zellen ein sehr dunkles Zytoplasma mit zahlreichen Ribosomen, vereinzelt kleinen Mitochondrien und einem dreidimensionalen Tubulussystem, das in einigen Fällen mit den Nachbarzellen kommuniziert (siehe Abb. 22). Die Zellkerne sind auffällig dunkel, wobei das Chromatin vor allem auf die Kernwandbereiche konzentriert ist. Die Kerne zeigen häufig fingerartige Ausstülpungen.

Nach Krstić (1976) sind Kerne aktiver Zellen häufig unregelmäßig geformt, um funktionellen Anforderungen genügen zu können. Andererseits sprechen der hohe Gehalt an Heterochromatin (Fawcett, 1973) und die relativ geringe Anzahl an Mitochondrien gegen eine hohe Stoffwechselaktivität. Aufgrund des vorhandenen Tubulussystems, worin sie Ähnlichkeit mit den Chloridzellen besitzen, haben sie möglicherweise eine Funktion im Rahmen des Ionentransports. Eine genaue Definition ihrer Aufgabe muß offenbleiben.

g) Enzyme

Im Nephron von Säugern lassen sich eine Vielzahl von Enzymen nachweisen, die indirekt mit den Prozessen der tubulären Sekretion und Rückresorption verbunden sind (Netter, 1976). Dabei erscheint die Na^+K^+ -ATPase als charakteristisch für distale Nephronabschnitte. Sie ist allgemein in tierischen Zellen mit dem aktiven Na^+ -Transport an Membranen verbunden, wobei ihre Verteilung und ihre Funktion in der Niere mit verschiedenen histochemisch-biochemischen Techniken für Säuger gut dargestellt worden ist (Hentschel und Meyer, 1980). Dabei stimmen die morphologischen Befunde mit den histochemischen überein. So finden sie beim Giebel (*Carassius auratus gibelio*) die Aktivität der Na^+K^+ -ATPase bei Süßwasser und an Brackwasser adaptierten Tieren nahezu gleichgroß (obwohl Salzwasserfische weniger Na^+ rückresorbieren), und zwar konzentriert auf die distalen Tubulus- und Sammelrohr- und Harnleiterabschnitte, jenen Nephronabschnitten, die besonders von dem Typ der "Chloridzellen" gebildet werden, die für den aktiven Ionentransport verantwortlich sind. Endo und Kimura (1982) bestätigen diese Befunde am Karpfen (*Cyprinus carpio*) und Goldfisch (*Carassius auratus*), bei denen auch die Tubulusabschnitte mit dem größten Lumendurchmesser, also distaler Tubulus und Sammelgänge, in den apikalen Zellanteilen eine starke Na^+K^+ -ATPaseaktivität aufzeigten. Sie verweisen darauf, daß die Na^+K^+ -ATPase sich beim Säuger ebenfalls auf die basalen Zellabschnitte der Epithelzellen des aufsteigenden Astes der Henle'schen Schleife und die distalen Tubuli und Sammelrohre konzentriert, obgleich hier Na^+ passiv aus dem Lumen, nämlich zusammen mit Wasser, aufgenommen wird.

Als "typisches Enzym" der proximalen Tubulusanteile ist die alkalische Phosphatase anzusehen. Die alkalische Phosphatase zählt zu den Hydrolasen, also jenen Fermenten, die Bindungen unter Aufnahme von Wasser spalten (hydrolysieren). Dabei handelt es sich um eine ganze Gruppe von Fermenten, die ihr pH-Wirkungsoptimum im alkalischen Bereich hat (pH 7 - 8) (Burck, 1973). Sie spalten nur Monoesterbindungen, wobei ihre physiologischen Substrate Zuckerphosphate sind

(Karlson, 1977). Sastry (1975) bringt die alkalische Phosphatase mit der Phosphorylierung während der aktiven Aufnahme von Glukose aus dem proximalen Tubulus in Verbindung und auch Hentschel und Meyer (1980) bestätigen dieses Ferment als Leitenzym für den Bürstensaum im proximalen Tubulus.

Die hier benutzte Nachweismethode der AP beruht auf dem Prinzip, daß aus einer synthetisch hergestellten und in der Inkubationslösung angebotenen Phenolphosphatverbindung (Naphthyl-phosphat) Phenol durch die Phosphatase abgespalten wird und an ein gleichzeitig gelöstes Diazoniumsalz angelagert wird, wodurch als Reaktionsprodukt ein Azo-farbstoff entsteht.

Die positive Reaktion in den proximalen Tubulusabschnitten der Goldorfe stimmt mit den Ergebnissen vieler Untersuchungen bei anderen Fischen überein (Mazzi, 1958, Oppermann, 1973, Sastry, 1975, Hentschel und Meyer, 1980). Die negative Reaktion in den Glomerula wird in der Literatur unterschiedlich beurteilt. Oppermann (1973) findet beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) in den Glomerula männlicher Frühjahrs- und Herbsttiere eine hohe, in den Nieren weiblicher Tiere eine erheblich geringere Aktivität und deutet dies als Ausdruck verstärkter aktiver Transportvorgänge bei den männlichen Tieren während der Zeit der Sekretbildung in der Fortpflanzungsperiode.

Hentschel und Meyer (1980) erhielten nur bei einem Teil der Glomerula des Giebels eine positive Reaktion und halten die fehlende Reaktion als Beweis für die noch nicht voll ausgebildete glomeruläre Vaskularisation im Rahmen von Nephronneubildung.

Hingegen stellte Sastry (1975) bei *Cirrhinus reba* *Ompak bimaculatus* und *Labeo gonius* bei offenbar in Funktion befindlichen Glomerula ebenfalls keine Aktivität der alkalischen Phosphatase fest. Auch bei der Goldorfe ergaben sich keine Hinweise, daß die negativ reagierenden Glomerula noch in Ausbildung begriffen und daher noch nicht filtratorisch tätig sind.

V. Zusammenfassung

Die Niere der Goldorfe wurde mit besonderer Berücksichtigung ihrer endokrinen und exkretorischen Anteile licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

1. Die Niere der Goldorfe entspricht makroskopisch nach der von Ogawa (1961 a) gegebenen Klassifikation für Süßwasserteleostee dem Typ II. Kopf- und Rumpfnieren sind deutlich unterscheidbar, im mittleren und Schwanznierenbereich sind die zwei Nierenstränge vereinigt.
2. In den Kopfnierenhälften finden sich, die starken venösen Gefäßstämme begleitend, eine gleichmäßig ausgebildete Schicht Nebennierengewebes. Das Nebennierengewebe setzt sich zusammen aus:

a) Interrenale Zellen (Rindenanaloga)

Die Interrenalzellen stellen den größten Anteil am Nebennierengewebe. Die Zellen zeichnen sich durch einen Reichtum an Mitochondrien vom tubulären Typ aus. Es läßt sich eine helle Zellart mit zahlreichen Polyribosomen sowie elektronendichten Vesikeln im Zytoplasma von einer dunklen Zellart unterscheiden. Die dunklen Zellen sind relativ klein und beinhalten eine große Anzahl dichtgedrängter Mitochondrien in dunklem Zytoplasma sowie einige elektronendichte Vesikel.

b) Chromaffine Zellen (Markanaloga)

Die chromaffinen Zellen liegen häufig von Interrenalzellen umgeben inmitten von Nebennierenkompartimenten. Diese Anordnung erinnert bereits an die Rinden/Markorganisation bei den Säugetieren.

Die chromaffinen Zellen beinhalten eine Vielzahl von Vesikeln, deren möglicherweise geschrumpfter Inhalt oft asymmetrisch am Rande der umhüllenden Membran lokalisiert ist. Ein dunkler Zelltyp wird als Adrenalinzelle angesprochen und von einer

hellen Noradrenalinzelle unterschieden. Die Noradrenalinzellen zeigen eine gelblich-grüne Eigenfluoreszenz.

3. Die Nierenkörperchen zeigen den bei Vertebraten üblichen Aufbau. Ein Glomerulum ist vielfach aufgeschlängelt und zweigt sich nicht auf.
4. Juxtaglomeruläre Zellen liegen unter dem Endothel des Vas afferens kurz vor dessen Eintritt in die Bowman'sche Kapsel.
5. Folgende Tubulusabschnitte sind nachweisbar:
 - a) ein kurzer zilienbesetzter Halsabschnitt mit Schleimzellen
 - b) ein auf alkalische Phosphatase positiv reagierender proximaler Tubulus mit hochprismatischen Epithelzellen, apikalen Vakuolen, Granula und Basallabyrinth.
 - c) ein kurzer Zwischenabschnitt mit vereinzelt kurzen Mikrovilli und hellem Zytoplasma mit zahlreichen Mitochondrien
 - d) ein distaler Tubulus mit Chloridzellen. Diese Zellen besitzen in hellem Zytoplasma ein dreidimensionales Tubulussystem und zahlreiche Mitochondrien
 - e) Sammelgänge und Harnleiter zeichnen sich durch eine bindegewebige Umhüllung, sowie durch das Vorhandensein zahlreicher Becherzellen aus. Die "Chloridzellen" ähneln denen des distalen Tubulus.

6. Zwischenzellen

Ein dunkler zytoplasmaarmer Zelltyp, der in allen Tubulusabschnitten (außer Halsabschnitt) vorkommt, wird beschrieben.

7. Stanniuskorpuskel

Meist zwei Stanniuskorpuskel liegen im Schwanznierenbereich von dorsal in das Nierenparenchym eingesenkt und von einer Bindegewebshülle umgeben. An Zellen sind nachweisbar:

- a) eine helle Zelle mit zahlreichen Granula (C_1 -Zelle)
- b) eine helle Zelle ohne oder mit ganz vereinzelt Granula (Funktionszustand C_1 -Zelle)
- c) eine dunkle Zelle mit Granula
- d) Zelle mit sehr dunklem Zytoplasma und zahlreichen dunklen Granula

Summary

The kidney of the golden orfe was investigated light- and electron-microscopically under special consideration of its endocrine and excretory parts.

1. The kidney of the golden orfe corresponds to the classification given by Ogawa (1961 a), being Type II, for freshwater teleosts. Head and trunk kidney can clearly be differentiated and in the middle and tail region the paired structures are attached.
2. In the head kidney there is a layer of adrenal gland tissue accompanying the big venous vessels. This tissue is composed of:

a) Interrenal cells (cortical analogs)

The interrenal cells constitute by far the greatest part of the tissue. The cells are characterized by a large number of tubulo-vesicular mitochondria. A light cell type with numerous polyribosomes and electron-dense vesicles in the cytoplasm can be differentiated from a dark cell type. The dark cells are relatively small and hold a large number of densely packed mitochondria in dark cytoplasm as well as a few electron-dense vesicles.

b) Chromaffine cells (medullary analogs)

The chromaffine cells are intermingled with interrenal cells in the midst of adrenal gland "compartments". This structure already reminds of the cortex/medulla organization of the mammals.

The chromaffine cells contain a large number of vesicles which contents, probably reduced, are situated often asymmetrically at the edge of the surrounding membrane. A dark cell type is being considered an adrenalin cell and differentiated from a light noradrenalin cell. The noradrenalin cells show a yel-

low-greenish auto-fluorescence.

3. The renal corpuscles show the usual structure as found in vertebrates. A glomerulum is manifold intertwined and does not branch up.
4. Juxtaglomerular cells are situated below the endothel of the vas afferens shortly before it enters the Bowman capsule.
5. The following tubular sections could be distinguished:
 - a) a short cilia-bearing neck segment with mucous cells.
 - b) a proximate tubulus reacting positively on alkaline phosphatase with highly prismatic epithelial cells, apical vacuoles, granules and basal labyrinth.
 - c) a short "intermediate" segment with sparsely scattered short microvilli and light cytoplasm with numerous mitochondria.
 - d) a distal tubulus with chloride cells. These cells contain a threedimensional tubular system and numerous mitochondria in light cytoplasm.
 - e) collecting ducts and ureter are characterized by a surrounding connective tissue, as well as the presence of many goblet cells. The "chloride cells" are similar to these of the distal tubulus.
6. Intermediate cells
A dark, narrow cell type with poor cytoplasm which appears in all tubular segements (except neck segment), is being described here.

7. Corpuscles of Stannius

Mostly two corpuscles of Stannius are situated in the dorsal side of the tail kidney, surrounded by a layer of connective tissue.

The following cells have been detected:

- a) a light cell with numerous granules (C_1 cell)
- b) a light cell without or just a few granules (functional state of C_1 cell)
- c) a dark cell with granules
- d) cell with very dark cytoplasm and numerous dark granules

- Aida, K., Nishioka, R. S., & Bern, H. A. (1980 a): Changes in the Corpuscles of Stannius of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during Smoltification and Seawater Adaption. *General and Comparative Endocrinology* 41, 296 - 304
- Aida, K., Nishioka, R. S. & Bern, H. A. (1980 b): Degranulation of the Stannius Corpuscles of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Ionic Changes in Vitro. *General and Comparative Endocrinology* 41, 305 - 313
- Anderson, B. G. & Loewen, R. D. (1975): Renal Morphology of Freshwater Trout. *American Journal of Anatomy* 143, 93 - 114
- Audigé, I. (1910): Contribution à l'étude de reins poissons de téléostéens. *Arch. Zool. exper.* 5, 4 (zit. nach Rauther, M., 1954)
- Baecker, R. (1928): Über die Nebennieren der Teleostier. *Zeitschr. für Mikroskopisch-Anatomische Forschung* 15, 204-269
- Bargmann, W. (1977): Histologie und Mikroskopische Anatomie des Menschen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Bern, H.A. (1969): in Hoar, W. S., Randall, D. J. (ed.) *Fish Physiology* II. Academic Press, New York, London
- Bertin, L. (1958): In: Grassé, P. P. (ed.) *Traité de Zoologie* 13, 1399 - 1448

- Bhattacharyya, T. K., Butler, D. G. & Youson, J. H. (1982): Ultra-structure of the Corpuscles of Stannius in the Garpike (*Lepisosteus platyrhynchus*).
General and Comparative Endocrinology 46, 29 - 41
- Bogner, K. H. & Ellis, A. E. (1977): Properties and Functions of Lymphocytes and Lymphoid Tissues in Teleost Fish.
Fisch und Umwelt Fish and Environment 4
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York
- Bonga Wendelaar, S. E. (1973): Morphometrical Analysis with the Light and Electron Microscope of Kidney of the Anadromous Three-spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus*, from trachurus, from Fresh Water and from Sea Water.
Z. Zellforsch. 137, 563 - 588
- Bonga Wendelaar, S. E. & Veenhuis, M. (1974): The membranes of the basal labyrinth in kidney cells of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus* studied in ultrathin sections and Freeze Etch replicas.
J. Cell Sci. 14, 587 - 609
- Bonga Wendelaar, S. E., van der Meij, J. C. A. & Pang, P. K. T. (1980): Evidence for two Secretory Cell Types in the Stannius Bodies of the Teleost *Fundulus heteroclitus* and *Carassius auratus*.
Cell Tissue Res. 212, 295 - 306
- Brandenburg, J. (1975): The morphology of the protonephridia.
Fortschr. der Zoologie 23, 2/3, 1 - 15
- Brown, J.A., Oliver, J. A., Henderson, I. W. & Jackson, B. A. (1980): Angiotensin and single nephron glomerular function in the trout *Salmo gairdneri*.
The American Journal of Physiology 239, R 509 - 514

- Buddenbrock, W. v. (1956): Vergleichende Physiologie, III.
Birkhäuser Verlag, Basel u. Stuttgart
- Bulger, E. R. & Trump, B. F. (1968): Renal Morphology of the English Sole (*Parophrys vetulus*).
American Journal Anat. 123, 195 - 226
- Burck, H. Ch. (1973): Histologische Technik
Leitfaden für die Herstellung mikroskopischer Präparate.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Burstone, M. S. (1962): Enzyme histochemistry and its application in the study of neoplasms.
New York, London Academic Press
- Capréol, S. V. & Sutherland, L. E. (1968): Comparative morphology of juxtaglomerular cells I: Juxtaglomerular cells in fish.
Canadian Journal of Zoology 46, 249 - 256
- Carmichael, S. W. & Winkler, H. (1985): Die Chromaffinen Zellen der Nebeniere.
Spektrum der Wissenschaft, Oktober 1985
- Carpenter, S. J. & Heyl, H. L. (1974): Fine structure of the corpuscles of Stannius of Atlantic salmon during the freshwater spawning journey.
Gen. Comp. Endocrinol. 23, 212 - 223
- Catton, W. T. (1957): Blood Cell Formation in certain Teleost Fishes.
Blood 6, 39 - 69
- Chan, D. K. O. (1975): Cardiovascular and Renal Effects of Uroterins I and II in the Eel, *Anguilla rostrata*.
Gen. and Comp. Endocrinology 27, 52 - 61

- Colville, T. P., Richards, R. H. & Dobbie, J. W. (1983): Variations in renal corpuscular morphology with adaption to sea water in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
J. Fish Biol. 23, 451 - 456
- Conte, F. P. (1969): in Hoar, W. S. & Randall, D. J. (ed.)
Fish Physiology I.
Academic Press, New York and London
- Crayen, M. & Thoenes, W. (1975): Architektur und cytologische Charakterisierung des distalen Tubulus der Rattenniere.
Fortschritte der Zoologie 23, 2, 3 278 - 288
- Duthie, E. S. (1939): The origin, development and function of blood cells in certain marine teleosts. Part I.
Morphology Journ. Anat., London 73.
(zit. nach Topf, W., 1955)
- Edwards, J. G. (1935): The Epithelium of the Renal Tubule in Bony Fish.
The Anatomical Record 63, 262 - 278
- Edwards, J. G. (1929): Studies on aglomerular a. glomerular kidneys III Cytological.
Anat. Record 44, 15 - 28
- Elger, M. & Hentschel, H. (1981): The glomerulus of a stenohaline fresh-water teleost, *Carassius auratus gibelio*, adapted to saline water.
Cell and Tissue Research 220, 73 - 85
- Elger, M. & Hentschel, H. (1983): Glomerular disease in cultured rainbow trout (*Salmo gairdneri*) suff. from cron. VHS cron. viral haemorr. septicaemie.
Journ. of Fish Diseases 6, 211 - 229

- Endo, M. & Kimura, M. (1982): Histological and Enzyme Histochemical Studies on the Nephrons of the freshwater Fishes, *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus*.
Journal of Morphology 173, 29 - 33
- Epstein, F. H., A. I. Katz & G. E. Pickford (1967): Sodium and Potassium activated adenosine triphosphatase of gills.
Science 156, 1245 - 1247
(zit. nach Maetz & Bornancin, 1975)
- Eränkő, O. (1955): Fluorescing Islets, Adrenaline and Noradrenaline in the Adrenal Medulla of some Common Laboratory Animals.
Ann. Med. Exp. et Biol. Fenniae 33, 278 - 289
- Ericsson, J. L. E. & Trump, B. F. (1969): Electron microscopy of the uriniferous tubules.
In: The kidney morphology, biochemistry and physiology, C. Rouiller & A. Muller, eds. Vol. 1
Academic Press Inc., New York 351 - 440
- Farquhar, M. G. (1980): Role of the Basement Membrane in Glomerular Filtration: Results obtained with Electrondense Tracers.
In: Maunsbach, A. B., Olsen. T. S., Christensen, E. J. (eds.) Functional Ultrastructure of the Kidney.
Academic Press, New York and London
- Fawcett, D. W. (1973): Atlas zur Elektronenmikroskopie der Zelle
übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. med. Staubesand, J.
Verlag Urban & Schwarzenberg, München - Berlin - Wien
- Fijan, N. (1961): Die hämopoetische Funktion der Niere bei einigen Süßwasserfischarten.
Bioloski Glasnik 14

- Finkenstädt, H. (1979): Die mit der Alzianblau-Perjodsäure-Schiff (PAS) Methode darstellbaren Strukturen der Niere von gesunden und Viraler Hämorrhagischer Septikämie (VHS) erkrankten Regenbogenforellen.
Med. vet. Dissertation, Hannover
- Fischer, T. K. (1984): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Kiemen und Pseudobranchie der Goldorfe (*Leuciscus idus*, L.).
Vet. med. Diss., München
- Florey, Ernst (1970): Lehrbuch der Tierphysiologie.
Thieme Verlag, Stuttgart
- Ford, P. (1958): Studies on the development of the kidney of the Pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*).
Can. J. Zool. 36, 45 - 47
(zit. nach Hickmann, C. P. & Trump, B. F., 1969)
- Forth, W., Henschler, D., Rummel, W. (eds.) (1977): Pharmakologie und Toxikologie
- Forster, R. P. & Goldstein, L. (1969): in: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (eds.) Fish Physiology, I
Academic Press, New York and London
- Foskett, J. K. & Scheffey, C. (1982): The Chloride Cell: Definitive Identification as the Salt-Secretory Cell in Teleosts.
Science 215, 8
- Galli-Gallardo, S. M., Marusic, E. T. & Pang, P. K. T. (1977):
Studies of the Stannius Corpuscles of the Chilean Clingfish, *Sicyases sanguineus*.
General and comparative endocrinology 32, 316 - 320

- Garrett, F. D. (1942): The Development and Phylogeny of the Corpuscle of Stannius in Ganoid and Teleostean Fishes.
Journal of Morphology 70, 41
- Giacomini, E. (1910): Il sistema interrenale e il sistema chrom. in alcune spezie di teleostei con rene cefalico persistente.
Rendic. Accad. sc., Ist., Bologna, n. S., vol 14, p. 86.
(zit. nach Garrett, F. D., 1942)
- Grafflin, A. L. (1937): The structure of the nephron in fishes.
Anat. Record 68, 287 - 303
- Grassé, P. P. (ed.) (1954): *Traité de Zoologie* 12, 984 - 992
- Grassé, P. P. (ed.) (1958): *Traité de Zoologie* 13, 1733 - 1736
- Grodzinsky, Z. (1938): Das Blutgefäßsystem
In: Bronn's, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches
6, 1. Abt., 2. Buch, Teil 2, 1 - 74
- Hackert-Korde, K. (1975): Histologische und histochemische Untersuchungen an der Niere des Stichlings.
Z. mikrosk.-anat.Forsch., Leipzig 89/2, 373 - 385
- Haider, G. (1968): Vergleichende Untersuchungen zur Blutmorphologie und Hämatopoese einiger Teleostier. IV. Blutbildungsstätten und Blutbildung.
Zool. Anzeiger 181, 203 - 227
- Harder, W. (1964): Anatomie der Fische. In: R. Demoll & Maier, H. N., Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Bd. II.
Schweizerbarth'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart
- Harder, W. (1975): *Anatomy of Fishes*.
Schweizerbarth'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart

- Henderson, I. W., Brown, J. A., Oliver, J. A. & Haywood, G. P. (1978):
Hormones and single nephron function in fishes.
Comparative Endocrinology, 217 - 222
- Hentschel, H. (1977): The Kidney of *Spinachia spinachia* (L.) Flem.
(Gasterosteidae, Pisces).
I. Investigations of Juvenile Sticklebacks: Anatomy, Circulation and Fine Structure.
Zeitschr. mikrosk. anat. Forsch., Leipzig 91, 1, 4 - 21
- Hentschel, H. & Kaune, R. (1977): Die Niere des Giebel, *Carassius auratus gibelio*.
II. Transport der Tubuli in vitro.
Zool. Jahrb. Physiol. 81, 407 - 421
- Hentschel, H. (1978): The Kidney of the Prussian Carp, *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae)
III. Glycogen-rich cells in the distal segment of nephronic tubule.
Tissue & Cell 10, 2, 319 - 330
- Hentschel, H. & Meyer, W. (1980): Phosphatasen und oxydative Enzyme in der Niere des Giebel, (*Carassius auratus gibelio* Bloch), mit besonderer Berücksichtigung der Adaption an Brackwasser.
Z. mikrosk. anat. Forsch., Leipzig 94, 2 217 - 240
- Hickman, C. P. & Trump, B. F. (1969): In: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (ed.) Fish Physiology, I.
Academic Press, New York and London
- Hibiya, T. (1982): An atlas of fish histology.
Kodansha Ltd., Tokyo

- Hirano, T. & Mayer-Gostan, N. (1978): Endocrine control of osmoregulation in Fish.
Comparative Endocrinology, 209 - 212
- Hochachka, P. W. (1969): In: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (ed.)
Fish Physiology, I.
Academic Press, New York and London
- Honomichl, K., Risler, H., Rupprecht, R. (1982): Wissenschaftliches
Zeichnen in der Biologie u. verwandten Disziplinen.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- Huot (1898): Préliminaire sur l'origine des Capsules surrénales des
poissons lophobranches.
C. R. Acad. Sci., Paris, 124, 1462 - 1464.
(zit. nach Garrett, F. D., 1942)
- Ilan, Z. & Yaron, Z. (1976): Stimulation of carp interrenal function
by Adreno-corticotrophin.
J. Endocrin. 68, 13 - 20
- Jaffee, O. C. (1956): some morphological aspects of protein absorption
in isolated renal tubules of the gold fish.
Anat. Record, 125, 495- 508
- Johnson, D. W. (1973): Endocrine Control of Hydromineral Balance
in Teleosts.
Amer. Zool. 13, 799 - 818
- Jones, I. Ch., Chan, D. K. O., Henderson, I. W. & Ball, J. N. (1969):
In: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (ed.) Fish Physiology, II.
Academic Press, New York and London
- Karlson, P. (1977): Kurzes Lehrbuch der Biochemie.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart

- Keidel, W. D. (1973): Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Kendall, M. W. & Hinton, D. E. (1974): Renal Tubular Morphology in
the Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*) Kidney.
Journal Fisheries Research Board of Canada 31, 346 - 347
- Kenyon, C. J., Jones, I. C. & Dixon, R. N. B. (1980): Acute Responses
of the Freshwater Eel (*Anguilla anguilla*) to Extracts of
the Corpuscles of Stannius opposing the effects of Stannio-
somatiectomy.
General and Comparative Endocrinology 41, 531 - 538
- Keys, A. B. & Willmer, E. N. (1932): Chloride secreting cells in
the gills of fishes with special reference to the common
eel.
J. Physiol., London, 76, 368 - 378
(zit. nach Maetz, J. & Bornancin, M., 1975)
- Komuro, T. & Yamamoto, T. (1975): The renal chloride cell of the
fresh-water catfish, with special reference to the tubular
membrane system.
Cell Tiss. Res. 160, 263 - 271
- Krause, R. (1923): Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere Bd. IV.
Die Harnorgane der Teleosteer.
De Gruyter & Co., Berlin und Leipzig
- Krishnamurthy, V. G. (1967): Development of the Corpuscles of Stan-
nius in the Anabantid Teleost, *Colisa lalia*.
Journal of Morphology 123, 109 - 120
- Krishnamurthy, V. G., Bern, H. A. (1969): Correlative Histologic
Study of the Corpuscles of Stannius and the Juxtaglomeru-
lar Cells of Teleost Fishes.
General and Comparative Endocrinology 43, 313 - 335

- Krölling, O., Grau, H. (1960): Lehrbuch der Histologie und vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Haustiere.
Parey Verlag, Berlin Hamburg
- Krstić, R. V. (1976): Ultrastruktur der Säugetierzelle.
Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York
- Kühnel, W. (1981): Taschenatlas der Zytologie und mikroskopischen Anatomie.
Thieme Verlag, Stuttgart New York
- Kümmel, G. (1975): The Physiology of Protonephridia.
Fortschr. der Zoologie 23, 2/3, 18 - 30
- Latta, H. (1980): Filtration Barriers in the Glomerular Capillary Wall. In: Maunsbach, A. B., Olsen, T. S., Christensen, E. J. (eds.) Functional Ultrastructure of the Kidney.
Academic Press, New York and London
- Lehmann, J. & Stürenberg, F. J. (1975): Haematologisch-serologische Substratuntersuchungen an der Regenbogenforelle. In: Gewässer und Abwässer, Heft 55/56.
H. Kaltermeier Söhne, Krefeld-Hüls
- Leonhardt, H. (1981): Histologie, Zytologie und Mikroanatomie des Menschen, 6. Auflage.
Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- Linss, W. (1968): Licht- und elektronenoptische Befunde am Glomerulus der Niere des Hechtes.
Anat. Anz. 122, 428 - 448
- Linss, W. (1969): Licht- und elektronenmikroskopische Befunde an den Tubuli der Niere des Hechtes.
Anat. Anz. 124, 85-104

- Longley, J. B. (1969): Histochemistry of the kidney. In: Rouiller & Muller (eds.) the kidney, I.
Academic Press, New York
- Loretz, Ch. A. & Bern, H. A. (1981): Ion transport by the urinary bladder of the gobiid teleost.
Amer. Journal Physiolog. 239, 5, 6, R 414 - 422
- Mackay, W. C. & Beatty, D. D. (1968): The Effect of Temperature on Renal Function in the white Sucker Fish, *Catostomus commersonii*.
Comp. Physiol. Biochemie 26, 235 - 245
- Maetz, J. & Bornancin, M. (1975): Biochemical and biophysical aspects of salt excretion by chloride cells in teleosts.
Fortschr. der Zoologie 23, 2/3, 322 - 362
- Mann, H. (1978): Die Goldorfe im Fischtoxizitätstest.
Fisch und Umwelt 9, 7 - 14
- Masoni & Garcia Romeu (1972): Accumulation et excrétion de substances organiques par les cellules à chlorure de la branchie d'*Anguilla anguilla* adaptée à l'eau de mer.
Z. Zellforschung 133, 389 - 398
(zit. nach Maetz, J. & Bornancin, M., 1975)
- Mastrolia, L., Gallo, V. P. & La Marca, A. (1981): Adrenal homologue in *Scardinius erythrophthalmus* (Teleostei, Cyprinidae): light and electron microscopic observations.
Boll. Zool. 48, 127 - 138
- Mazzi, V. (1958): Caratterizzazione citologica e citochimica del nefrone di *cyprinus carpio*.
Zeitschrift für Zellforschung 47, 631 - 647

- Meats, M., Ingleton, P. M., Jones, C. I., Garland, H. O. & Kenyon, C. J. (1978): Fine structure of the Corpuscles of Stannius of the Trout, *Salmo Gairdneri*: Structural Changes in Response to Increased Environmental Salinity a. Calcium Ions. *General and Comparative Endocrinology* 36, 451 - 461
- Meyer, D., Reich, H. & Walvig, F. (1966): Vergl. Untersuchung zur Struktur des Gefäßpols der Nierenkörperchen bei Süß- und Seewasserrfischen
- In: Aktuelle Probleme der Nephrologie IV Symp. der ges. Nephrologie.
Springer Verlag, Berlin
- Meyer, D., Jerusalem, Chr. & Walvig, F. (1967): Untersuchungen zur Feinstruktur der granulierten epitheloiden Zellen präglomerulärer Arteriolen in den Nieren von Teleostiern. *Zeitschrift Zellforschung* 83, 508 - 526
- Michielsen, P. & Creemers, J. (1967): In: Dalton A. J. & Haguenau, F. (eds.) *Ultrastructure of the kidney*.
Academic Press, New York und London
- Migdalski, E. C., Fichter, G. S. (1978): *Fische/Das große Buch der Süßwasser- und Meeresfische in Farbe*.
Mosaik Verlag, München
- Moser, J. (1971): In: *Das Leben*.
Bild-Text-Enzyklopädie "Wissen im Überblick"
Herder, Freiburg
- Müller, R. (1974): Die Beziehungen zwischen Kohlehydratstoffwechsel und der Regulation des Osmomineralhaushaltes bei *Leuciscus rutilus*, L.
Zool. Jb. Physiol. 78, 85 - 107

Netter, F. H. (1976): Farbatlanten der Medizin Bd. 2 Niere und Harnwege.

Thieme Verlag, Stuttgart

Nishimura, H. & Ogawa, M. (1973): The Renin Angiotensin System in Fishes.

Amer. Zool., 823 - 838

Nishimura, H. (1977): Renal responses to diuretic drugs in freshwater catfish *Ictalurus punctatus*.

American Journal of Physiol. 232 F 278 - 285

Normenausschuss Wasserwesen (NAW) im DIN Deutsches Institut für Normung e.V.: Testverfahren mit Wasserorganismen (Gruppe L) - Fischtest (L 20)

Ogawa, M. (1961 a): Comparative study of the external shape of the teleostean kidney with relation to phylogeny.

Sci. Rept. Tokyo Kyoiku Daigaku B 10, 61 - 68.

(zit. nach Hickman, C. P. & Trump, B. F., 1969)

Ogawa, M. (1962): Comparative study of the internal structure of the teleostean kidney.

Scientific Report of Saitama Univ. 4, 107 - 129

Ogawa, M. (1967): Fine Structure of the Corpuscles of Stannius and the Interrenal Tissue in Goldfish, *Carassius auratus*.

Zeitschr. für Zellforschung 81, 174 - 189

Oppermann, G. (1973): Über Schleimzellen im Nephron von Teleostiern.

Arch. Hydrobiol. 72, 3, 384 - 406

- Pang, P. K. T., Pang, R. K. & Sawyer, W. H. (1974): Environmental Calcium and the Sensitivity of Killifish (*Fundulus heteroclitus*) in Bioassays for the Hypocalcemic Response to Stannius Corpuscles from Killifish and Cod (*Gadus morhua*). *Endocrinology* 94, 548
- Peter, St. (1976): Ultrastructural studies on the secretory process in the epitheloid cells of the juxtaglomer. apparatus. *Cell Tiss. Res.* 168, 45 - 53
- Rauther, M. (1954): Das Urogenitalsystem. In: Bronn, H. G. (ed.) *Klassen u. Ordnungen des Tierreichs* 6. Bd, I Abt., 2. Buch Teil 2, 103 - 248
Akad. Verlagsges. Geest u. Portig, Leipzig
- Reale, E. & Luciano, L. (1967 b): Krit. Elektronenmikroskop. Studien über die Lokalisation der Aktivität alkalischer Phosphatase im Hauptstück der Niere von Mäusen. *Histochemie* 8, 302 - 314
- Reale, E. & Luciano, L. (1967 c): Über intrazelluläre u. extrazelluläre Lokalisierung der alkal. Phosphatase. *Histochemie*, 10, 1 - 7
- Reich, H. G. W. (1967): Vergleichende morphologische Untersuchungen zur Struktur der Harnkanälchen von Süßwasser- und Meeres-teleostiern (Salmoniden, Gadiden).
Med. Dissertation, Tübingen
- Reichenbach-Klinke, H. (1970): *Grundzüge der Fischkunde*.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- Reichle, G. (1959): Die makroskopische und mikroskopische Anatomie der Niere des Karpfens (*Cyprinus carpio*).
Zeitschr. für Fischerei u. deren Hilfswissenschaften 8, 297 - 300

- Roberts, R. J. (1978): The anatomy and physiology of teleosts.
In: Fish Pathology
Bailliere Tindall - London
- Roberts, R. J. (1985): Fisch Pathologie.
Parey Verlag, Berlin - Hamburg
- Romaine, R. & Bugnon, C. (1972): Caractérisation cytochimique et
cytophysiologique des cellules noradrenalinogènes et des
cellules interrenaliennelassociées chez la tauche, (*Tinca
tinca*).
C. R. Soc. Biol. 166, 322 - 27
(zit. nach Mastrolia et al., 1981)
- Romer, A. S., Parsons, T. S. (1983): Vergleichende Anatomie der Wir-
beltiere.
Paul Parey Verlag, Hamburg u. Berlin
- Romeis, B. (1968): Mikroskopische Technik.
R. Oldenbourg Verlag, München, Wien
- Sakai, T. & Kawahara, K. (1983): The Structure of the Kidney of Japa-
nese Newts, *Triturus (Cynops) pyrrhogaster*.
Anatomy Embryology 166, 31 - 52
- Sakai, T. (1985): The structure of the kidney from the freshwater
teleost *Carassius auratus*.
Anatomy and Embryology 171, 31 - 39
- Sastry, K. V. (1975): Acid and alkaline phosphatases in the Kidney
of a few fishes.
Acta histochem. 53, 206 - 210
- Sharma, R. & Kumar, S. (1982): Distribution of Thyroid Follicles and
Nerves in the Kidney of a Teleost, *Clarias Batrachus* (L.)
Z. mikr.-anat. Forsch, Leipzig 96, 3, 1069 - 77

- Shirai, N. & Utida, S. (1970): Development and degeneration of the chloride cell during seawater and freshwater adaptation of the Japanese eel *Anguilla anguilla*.
Z.Zellforschung, 103, 247 - 264
(zit. nach Maetz & Bornancin, 1975)
- Smith, A. M., Potter, M. & Merchant, E. B. (1967): Antibodyforming Cells in the teleost *Iepomis macrochirus*.
The Journal of Immunology 99, 5, 876 - 882
- Smith, A. M., Wivel, N. A. & Potter, M. (1970): Plasmacytopoesis in the Pronephros of the Carp (*Cyprinus carpio*).
Anatomical Rec. 167, 351 - 370
- Sokabe, H., Nishimura, H., Ogawa, M. & Oguri, M. (1970): Determination of Renin in the corpuscles of Stannius of the teleost.
Gen. Comp. Endocrinol. 14, 510 - 516
(zit. nach Takemoto et al., 1983)
- Schmidt-Nielsen, B. & Renfro, J. L. (1975): Kidney function of the American eel *Anguilla rostrata*.
American Journal of Physiology 228, 2, 20 - 431
- Stannius, H. (1839): Über Nebennieren bei Knochenfischen.
Arch. f. Anat. Physiol. u. wissensch. Med., 97 - 101
- Starck, D. (1978 - 82): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere
Bd I (78) S. 28
Bd. II (79)
Bd. III (82) 695, 904, 919.
Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Starck, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, III
Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

- Stroh, R. (1960): Histologische Untersuchungen an der Niere von gesunden und an "Infektiöser" Nierenschwellung und Leberdegeneration" erkrankten Forellen.
Vet. Med. Diss., München
- Takemoto, Y., Nakajima, T., Hasegawa, J., Watanabe, T. X., Sokabe, H., Kumagae, S. I. & Sakakibara, S. (1983): Chemical Structures of Angiotensins Formed by Incubating Plasma with the Kidney and the Corpuscles of Stannius in the Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*.
General a. Comparative Endocrinology 51, 219 - 227
- Topf, W. (1955): Die Blutbildung und Blutbildungsstätten beim Karpfen
Z. f. Fischerei 4, 257 - 288
- Ullrich, K. J. (1973): In: Keidel, W. D. Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie, 236 - 263.
Thieme Verlag, Stuttgart
- Vogel, G. & Gärtner, K. (1976): In: Scheunert, A. & Trautmann, A. (ed) Lehrbuch der Veterinär-Physiologie.
Paul Parey, Berlin u. Hamburg
- Weatherley, A. H. (1963): A note on the head kidney and kidney of the perch *perca fluviatilis* (linnaeus), with special reference to the blood vascular system.
Proceeding of Zoological Society 140, 161 - 167
- Welsch, U. & Storch, V. (1973): Einführung in die Cytologie und Histologie der Tiere.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- Zerbst-Boroffka, I. & Haupt, J. (1975): Morphology and Function of the Metanephridia in Annelids.
Fortschr. der Zoologie 23, 2/3, 33 - 46

Danksagung

Ganz herzlichen Dank möchte ich Herrn Professor Dr. Dr. habil. R. Hoffmann sagen für die Überlassung des Arbeitsthemas und die allzeit gewährte geduldige Unterstützung bei Erstellung und Korrektur der Arbeit.

Herzlich gedankt sei auch Frau Berta Klumpp, die mir bei den lichtmikroskopischen Arbeits- und Färbemethoden wertvolle Hinweise und Anregungen gegeben hat, sowie Herrn Dr. Werner Schäfer für seine unermüdliche Betreuung am Elektronenmikroskop.

Frau Susanne Friedrich gilt mein besonderer Dank für die Anfertigung der zahlreichen Ultradünnschnitte.

Besondere Anerkennung verdient Herr Seibt von der Bayerischen Landesanstalt für Wasserforschung für die fachmännischen Abzüge der vielen Fotos.

Frau Kemper vom Institut für Tierpathologie danke ich für ihre Hilfestellung bei den enzym-histochemischen Nachweisen.

LEBENS LAUF

Hans-Ulrich Machner

Geboren:	8. November 1952 in München
Familienstand:	verheiratet
Eltern:	Dipl. Kfm. Gerhard E. Machner (verstorben 1972) Hildegard Machner, geb. Bittig
Grundschule:	1959 - 1963 Bad Ems und Gimmeldingen
Humanistisches Gymnasium:	1963 - 1972 Schule Birklehof in Hinter- zarten Abitur Juni 1972
Wehrdienst:	1972 - 1973 in München
Studium:	1974 - 1976 Jura an der Ludwig-Maximilians- Universität in München (ZVS-Wartezeit) WS 1976 - WS 1981 Tiermedizin an der Ludwig- Maximilians-Universität in München Abschluß mit dem Staatsexamen am 15. Sep- tember 1982 Approbation als Tierarzt am 11. November 1982
Berufstätigkeit:	Seit 1979 bei Firma Fresenius AG (Immunisierung von Kaninchen zur Antikör- pergewinnung)

